

**Государственное образовательное учреждение
высшего профессионального образования
«Казанский государственный университет
им. В.И. Ульянова-Ленина»**

На правах рукописи

Леонтьев Вячеслав Витальевич

**СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ
БРОНЗОВКИ РЯБОЙ (*OXYTHYREA FUNESTA* (PODA.))
В ОКРЕСТНОСТЯХ КРУПНОГО ПРОМЫШЛЕННОГО
ЦЕНТРА**

03.00.16 – Экология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук,
профессор А.Б. Халидов

Казань 2003

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ЖИВОТНЫЕ – БИОИНДИКАТОРЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ.....	8
1.1. Влияние промышленного загрязнения среды на насекомых и почвенных членистоногих	8
1.2. Использование животных для целей биоиндикции.....	24
1.3. Изменение ареала бронзовки рябой (<i>O. funesta</i> (Poda.)).....	37
ГЛАВА 2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ В РЕГИОНЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И ЕГО ПРИРОДНО-ХОЗЯЙСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА.....	42
2.1. Общая характеристика загрязнения воздушного бассейна на территории Республики Татарстан.....	42
2.2. Промышленность и эмиссии в воздушный бассейн Северо-восточного региона РТ.....	45
2.2.1. Прикамский регион	45
2.2.2. Закамский регион.....	48
2.3. Природно-хозяйственная характеристика Северо-восточного региона РТ.....	51
2.4. Краткая характеристика природно-ландшафтных комплексов района исследования.....	54
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	59
3.1. Морфологический подход в изучении различных популяций модельных объектов.....	59
3.2. Материал и методы исследования.....	65
ГЛАВА 4. ПОЛОВАЯ И ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ БРОНЗОВОК.....	70
4.1. Соотношение полов в популяциях <i>O. funesta</i> (Poda.) на контрольных и опытных участках, локализованных в окрестностях г. Набережные Челны.....	70

4.2. Фенотипические признаки популяций <i>O. funesta</i> (Poda.) в окрестностях г. Набережные Челны.....	76
4.3. Индексы метрических признаков популяций <i>O. funesta</i> (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны.....	84
ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОПУЛЯЦИЙ БРОНЗОВОК.....	89
5.1. Изменчивость метрических признаков популяций <i>O. funesta</i> (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны.....	89
5.2. Стандартное отклонение метрических признаков популяций <i>O. funesta</i> (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны.....	94
ГЛАВА 6. СТРУКТУРА МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ БРОНЗОВОК.....	101
6.1. Комплексный подход в изучении морфометрической изменчивости различных популяций	101
6.2. Структура морфометрической изменчивости популяций бронзовок, локализованных в окрестностях г. Набережные Челны.....	103
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	116
ВЫВОДЫ.....	120
ЛИТЕРАТУРА.....	122
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	135

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы

Влияние хозяйственной деятельности человека на окружающую среду в настоящее время определяется значительными объемами выбросов в атмосферный воздух, водопотребления для промышленных целей и сбросов сточных вод. Выбросы в атмосферу или сбросы в водную среду химических ксенобиотиков радикально меняют качество среды, создают помехи на уровне продуцентов, консументов и всей экосистемы в целом. С кибернетической позиции загрязнение среды представляет собой комплекс помех в экосистемах, воздействующих на потоки энергии и информации в пищевых (энергетических) цепях и сетях. Эти помехи обычно во много раз превышают адаптивные возможности организмов, определяемые эволюционно выработанной на уровне популяций нормой реакции, т.е. экологическим стандартом. В ряде случаев антропогенный фактор создает направленные помехи в каналах информации между элементами экосистем (Стадницкий, Родионов, 1997).

Причиной неконтролируемого глобального и регионального накопления химических веществ является их тенденция к распространению, т.е. свойство выходить за пределы района их применения и тем самым появляться по всей окружающей среде. Важными стадиями, определяющими подвижность и распределение посторонних в природной среде веществ, являются перенос (транспорт) между различными природными средами (водой, почвой и воздухом), их потребление и накопление в живых организмах, а также перенос этих соединений организмами (Корте и др., 1996).

Фоновое техногенное загрязнение атмосферы формируется главным образом под влиянием промышленных выбросов и условий глобального и регионального распространения загрязняющих веществ в атмосфере (Протасов, Молчанов, 1995). Масштабы загрязнения связаны с мощностью выбросов и характером воздушных потоков.

Насекомые – один из компонентов биогеоценозов. Исследования природных популяций насекомых могут показать зависимость их биологического состояния от качества окружающей среды. Это позволяет использовать данные о влиянии антропогенных факторов на изменчивость насекомых в экологическом мониторинге – биоиндикации. В основе энтомологического мониторинга лежит четкое представление о роли тех или иных видов насекомых в определенных биогеоценозах. В особую группу контроля входят виды, которые наиболее чувствительно реагируют на антропогенные изменения (насекомые – вредители к этой группе не относятся).

Используя виды – энтомобиоиндикаторы, их физиологические и морфологические индикационные признаки, можно обнаружить нарушения в экосистемах на очень ранних этапах. Эти изменения, как правило, представляют незначительные сдвиги, которые не регистрируются другими методами.

Посредством энтомобиоиндикаторов можно суммировать все данные о состоянии окружающей среды и отображать динамику негативных влияний на нее. При их использовании отпадает необходимость применять трудоемкие и дорогие физические и химические методы для измерения биологических параметров экосистем. Насекомые быстро реагируют на кратковременные и одноразовые выбросы разнообразных токсических веществ в среду, способствуют обнаружению мест их скопления в экосистемах.

Разные виды насекомых отличаются друг от друга степенью чувствительности к изменениям среды, имеют разную способность к биоаккумуляции тех или иных веществ. Для биоиндикации с помощью насекомых следует отбирать наиболее подходящие виды, тщательно изучать их морфологические, биохимические, генетические и популяционные параметры. Реакция насекомых на те или иные виды загрязнителей различна и зависит от вида насекомого, расстояния от источника и срока выброса. Важное условие успешного развития энтомологического мониторинга – обоснование критериев и разработка методов

количественной оценки антропогенного воздействия на экосистемы по состоянию энтомофауны (Злотин и др., 1998).

В настоящее время, несмотря на широкое распространение, многочисленность и достаточную изученность жуков-бронзовок, не существует простой диагностической системы их использования (*Coleoptera: Scarabaeidae*) в качестве биоиндикаторов окружающей среды, рассматриваемых в настоящей работе, на воздействие промышленных выбросов в атмосферу. В этом плане представители данного семейства пока остаются не изученными.

Цель и задачи исследования

Целью работы было изучение влияния воздушных эмиссий на структуру популяций бронзовки рябой (*O. funesta* (Poda.)) в окрестностях промышленного центра г. Набережные Челны.

В ходе исследования нами решались следующие задачи:

1. Изучить состояние ареала данного вида в пределах Республики Татарстан за последние сорок лет.
2. Оценить соотношение полов в исследуемых популяциях бронзовок.
3. Провести сравнительный анализ морфометрических признаков и оценить изменчивость популяций бронзовок в окрестностях промышленного центра.
4. Проанализировать морфометрическую структуру популяций в районе исследования.

Научная новизна и практическая значимость работы

В результате проведенного исследования было показано, что морфометрическая структура популяций бронзовок может служить дефинитивным признаком, непосредственно связанным с такими важными параметрами, как гетерогенность и соотношение полов в популяциях. На основании анализа морфометрической структуры популяций бронзовок методами многомерной статистики показано, что жуки, обитающие в зоне промышленного загрязнения среды, обладают уникальными элементами строения, выражающимися, в частности, в относительном расширении элитр, удлинении птеригия и отростка сред-

негруди, а также – в уменьшении длины наличника и 3-й пары конечностей. Указанные признаки для бронзовок имеют важное биологическое значение. Изменения первой группы признаков характеризуют повышение миграционных способностей жуков, второй группы – могут свидетельствовать о сниженной способности к закапыванию в субстрат.

Указанные признаки этого вида в экстремальных условиях вносят наибольший вклад в повышение изменчивости и, поэтому могут служить индикаторами состояния среды.

Выявлено, что в популяциях бронзовок, расположенных в непосредственной близости от центра воздушных эмиссий, происходит изменение соотношения полов в сторону увеличения в них доли самцов, что свидетельствует о неблагоприятной экологической обстановке.

Материалы работы о сдвигах в морфометрической структуре популяций бронзовок под действием воздушного загрязнения могут быть непосредственно использованы при биоиндикации окружающей среды в районах крупных промышленных центров. Данные о состоянии популяций этого вида позволяют рекомендовать исключение его из списков редких и исчезающих видов, занесенных в Красную книгу Республики Татарстан.

За оказанную помощь в проведении дискриминантного анализа фактического материала выражаю глубокую признательность Раисе Анатольевне Суходольской, кандидату биологических наук, старшему научному сотруднику лаборатории педобиологии Института экологии природных систем АН РТ.

ГЛАВА 1. ЖИВОТНЫЕ – БИОИНДИКАТОРЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

1.1. Влияние промышленного загрязнения среды на насекомых и почвенных беспозвоночных

Промышленное загрязнение заметно отражается на фауне насекомых. Оно отбрасывает биоценоз к более ранним стадиям сукцессии и обедняет видовой состав. Вместе с гибелью растений выпадают целые консорции вместе с соответствующими видами насекомых. Промышленное загрязнение местности, как правило, довольно медленно воздействует на популяции насекомых. Конечно, здесь многое зависит от химической природы загрязняющих веществ-поллютантов, на которые насекомые реагируют по-разному.

Насекомые реагируют на загрязнение водной среды обитания органическими и неорганическими соединениями. Так, личинки цветочных мух *Eristalis tenax* L., так называемые крыски, – четкий показатель наиболее загрязненного полисапробного водоема. Личинки хирономид типичны для мезосапробных водоемов. Большинство водных насекомых могут обитать только в чистых олигосапробных водах (Чернышев, 1996). При длительном загрязнении водоемов тяжелыми металлами меняется видовой состав водных насекомых; большинство из них погибает. При даже небольших дозах загрязняющих веществ и их непродолжительном воздействии, определенным образом изменяется строительное поведение личинок ручейников (Чернышев, 1996).

В 1983 – 1985 гг. в Москве, в Измайловском парке, М.Г. Кривошеина (1993) изучала видовой состав мух-береговушек – эфидрид четырех водоемов. Было обнаружено, что только в водоеме, приближенному к естественному, встречались виды, характерные для чистых водоемов: *Hyadina humeralis*, *H. nitida* Flln., *Lytogaster abdominalis*, *Pelina aenea*, *Coenia curvicauda*. Водоемы, расположенные в местах массового отдыха, характеризовались меньшим видовым разнообразием и отсутствием ряда видов. Эфидриды могут использоваться и для оценки накопления элементов в прибрежной зоне. Так, виды родов *Noti-*

phaila, *Dichaeta*, *Paracoenia* эвритоппны и питаются разлагающейся органикой, и содержание элементов в них может отражать степень загрязнения среды.

В Англии изучались сообщества хирономид в небольших реках Пеннинских гор. В реке Нент с повышенным содержанием цинка доминировал вид *Krenosmittia campotophleps*, в аналогичных станциях Западного Аллена преобладали *Eukiefferiella clypeata*, *Tvetenia calvescens*. Для станций с низким содержанием цинка в воде характерны сообщества хирономид, близкие по составу к таковым сообществам незагрязненных рек (Wilson, 1988).

При изучении фауны и экологии кровососущих комаров вблизи медеплавильного комбината в южной тайге Урала зависимости между плотностью их поселений и расстоянием до источника загрязнений обнаружено не было. Различия между популяциями личинок комаров города и пригородов связаны с биотопическим распределением видов, которое, в свою очередь, определено трансформацией техногенных территорий. Сроки развития комаров в значительной степени зависят от типа водоемов, от прогреваемости в них воды. Различия между предельными плотностями личинок в водоемах (в 796 раз) могут быть связаны с большим разнообразием изученных типов водоемов на городской территории, которое, в свою очередь, зависит от трансформации среды (Некрасова, 1995). В предыдущих исследованиях (Некрасова, 1989, 1990) было обнаружено, что у личинок комаров *Aedes dorsalis* Mg. вблизи Карабашского медеплавильного комбината произошли изменения в системе морфологических признаков. Они проявились в размерах и пропорциях частей тела, изменчивости и коррелятивных связях между признаками и большей устойчивости к хлорофосу.

В нижней половине 13-километрового притора р. Агонья, в итальянской провинции Новара, располагаются предприятия, использующие гальванизацию и сбрасывающие в притор сточные воды, содержащие соединения хрома в растворимой 6-валентной форме. В верхней незагрязненной части в состав макробентоса входят многочисленные виды веснянок, поденок, двукрылых и жуков,

некоторые из которых требуют высокого качества воды. Вниз по течению загрязненной части реки устойчивые популяции водных насекомых прогрессивно исчезают (Cotta et al, 1983).

Тяжелые металлы (за исключением ртути) в основном заносятся в атмосферу в составе аэрозолей. В осадках, выпадающих на поверхность почвы, могут содержаться свинец, кадмий, мышьяк, ртуть, хром, никель, цинк и другие элементы. Набор металлов и их содержание в аэрозолях определяется специализацией промышленных и энергетических предприятий. Металлы в аэрозолях в количестве от 10 до 30 % от общего выброса распространяются на расстояние 10 км и более от промышленного предприятия (Алексеев, 1987). При этом наблюдается комбинированное загрязнение растений, состоящее из непосредственного оседания аэрозолей и пыли на поверхность листьев и корневого усвоения тяжелых металлов, накопившихся в почве в течение продолжительного времени поступления загрязнений из атмосферы.

Анализ индивидуальной изменчивости цинка в особях жука-щелкуны *Pterostichus oblongopunctatus* F. с фоновой и загрязненной территорий (Емец, Кулматов, 1983) показывает размах индивидуальной изменчивости токсического эффекта ТМ у животных, который зависит как от чувствительности отдельного организма, так и от индивидуальных особенностей аккумуляции им элемента. Поэтому и, следовательно, пищевая специализация также не сказывается на картине распределения. Неравномерность распределения концентрации загрязнителя в популяциях животных с загрязненных территорий, очевидно, не связана с миграцией животных, т.к. были выбраны виды со слабой миграционной способностью. Это, вероятно, обусловлено индивидуальными особенностями аккумуляции и выведения ртути животными. Об этом свидетельствуют лабораторные опыты с животными из условно чистых биотопов, в которых наблюдается рост индивидуальной изменчивости содержания ртути как у кивсяков, так и моллюсков при увеличении концентрации ртути в пище. При этом от 4 до 23 % особей практически не аккумулируют ртуть из загрязненной

пищи, что свидетельствует о существовании физиологических механизмов противодействия аккумуляции избыточного количества микроэлемента в организме (Жулидов и др., 1987).

Исследование влияния выбросов нефтеперерабатывающих заводов на структуру сообществ почвенных беспозвоночных в сосновых и дубовых лесах показало, что в сосняках происходит снижение общей численности и биомассы беспозвоночных за счет вытеснения видов и форм средних размеров более мелкими, с менее сложными жизненными циклами; сильно сокращалась доля зоофагов. В дубовых лесах также происходило уменьшение численности, но на 3 г/м^2 увеличилась биомасса за счет дождевых червей, личинок *Scarabaeidae* и *Rhagionidae*. Общность видового состава в загрязненных и контрольных дубравах более 50 %. Наблюдалось угнетение лесных и увеличение числа полевых видов. Увеличивалась доля фитофагов (Хотько, 1992).

Выбросы в атмосферу оказывают влияние на формирование потоков загрязняющих веществ на большие расстояния. Исследования, выполненные экологами Экологического фонда России (доктор физико-минералогических наук А.М. Степанов, доктора экономических наук О.П. Кравченко и В.Ф. Протасов) на ряде заводов цветной металлургии, показали, что степень загрязненности различна и зависит от величины и состава загрязнителей, а также от розы ветров (1995). Полученные экспериментальные результаты были представлены в виде графической зависимости интегрального коэффициента сохранности (ИКС, %) экосистем от расстояния до центра техногенных выбросов. Присутствие на одной из трансект полноценного эталонного березняка принимают за 100 % ИКС. Отсутствие полноценного биогеоценоза в непосредственной близости от промышленного объекта говорит о сильном загрязненном фоне (ИКС < 100 %). Эксперименты показывают, что на протяжении трансект 20–30 км параметры экосистем изменяются почти с 80 до 0 %.

В области ИКС от 100 до 80 % (региональный фон) структурная организация фитоценоза сохраняется, но при этом все показатели параметров снижа-

ются. Область ИКС от 80 до 24 % (буферная зона в конкретном случае) характеризуется упрощением структуры лесного сообщества по мере приближения к центру выбросов. Область ИКС = 20 % – это мертвопокровный березняк с аномальным накоплением неразложившейся подстилки. При низких значениях ИКС наблюдаются антропогенные пустыни, где разрушены почвенные покровы.

Конфигурация области загрязнения близка к круговой; она может быть в виде эллипса или другой геометрической фигуры в зависимости от розы ветровых нагрузок. В этой области четко выделяются зоны с различной степенью поражения и сохранения экосистем. Проведенный анализ загрязненности этой территории показал, что скорость расширения зоны сильного разрушения экосистемы составляет 1–1,5 км / год и при сохранении такой тенденции в ближайшие 20–25 лет живая природа на расстоянии до 30 км от завода по розе ветров может полностью деградировать.

В 1987 г. Зигмунд Хагвар (Hagvar, 1987) выявил, что изменения pH почвы под действием кислотных дождей ведут к изменениям состава почвенной фауны. Среди ногохвосток и почвенных клещей легко выделяются "ацидофильные" и "кальциофильные" виды, а также виды, предпочитающие слабо кислые или слабо щелочные почвы. Предполагается, что изменения pH меняют характер межвидовых конкурентных отношений.

Изучение сообществ панцирных клещей (*Acari, Oribatei*) сенокосных лугов в 3-х районах Силезии (Польша), подверженных воздушному загрязнению неметаллическими оксидами и угольной пылью, показало следующее. Наименьшее число видов (15) отмечено на лугах наиболее загрязненных, на лугах средней загрязненности – 25-28 видов, что в 2-3 раза ниже, чем на загрязненных участках (Bielska, 1991).

Орибатидных клещей *Platynothrus peltifer*, собранных в ноябре, акклиматизировали в лабораторных условиях и подкармливали зелеными водорослями со стволов деревьев из того же леса. В пищу добавляли различные концентрации

$Pb(NO_3)_2$ и $Cu(NO_3)_2$. При содержании в их теле 2,65 мкМ/г Cu и 2,08 мкМ/г Pb начинала ослабевать репродуктивная активность. Еще раньше наступало ослабление роста. В сравнении с дождевыми червями этот вид клещей более чувствителен к Pb , но не к Cu (Denneman, van Straalen, 1991).

Степень воздействия урбанизационного пресса определяется также на основе анализа энтомофауны диких пчел, чешуекрылых, двукрылых и жесткокрылых. Насекомые чутко реагируют на повышение радиационного фона, В частности, установлено изменение характеристик гнезд и ходов термита-жнеца, селящегося вблизи мест захоронения ядерных отходов (Злотин и др., 1998).

Повышенный уровень радиации в зоне Чернобыльской АЭС вызвал тератологические изменения у 0,3-1,5 % гусениц чешуекрылых-филлофагов (*Acritidae*, *Noctuidae*, *Geometridae*). В популяциях 2 видов стрекоз, колорадского жука, бабочки-бархатницы *Aphantopus hyperanthus* L. и божьей коровки *Coccinella septempunctata* L. выявлена повышенная внутривидовая изменчивость. Эти факты говорят о том, что у насекомых в этой зоне индуцированы определенные генетические процессы. Здесь также резко возросла численность мертвеев. С другой стороны, численность стафилинид заметно упала. Существенных изменений численности щелкунов и жуужелиц не произошло, хотя некоторые ранее редкие виды стали более обычными (Dolin et al, 1991).

Характер воздействия загрязнения воздуха на насекомых определяется свойствами загрязнителей и дозами загрязнения, видами насекомых и стадиями их развития, кислотностью выпадаемых осадков. Загрязнения воздуха изменяют содержание аминокислот и концентрацию сахаров в растении. По этой причине фитофаги *Epilachna varivestis* и *Macrosiphum rosae* потребляют больше пищи в загрязненных районах (Ya Wu, Cuixia Jin, 1992).

В районе строительства Канско-Ачинского топливно-энергетического комплекса (Красноярский край) выявлено резкое варьирование активности насекомых-филлофагов при довольно слабом изменении состояния фитоценозов (Яновский, 1988). Сделан вывод о высокой чувствительности филлофагов к

техногенному воздействию на биоценозы. Оценка активности филлофагов при различных уровнях промышленной эмиссии может служить составной частью диагноза первоначальных изменений в состоянии лесных экосистем.

Изучение содержания 15 металлов и фосфора у ос *Vespula vulgaris* L., *V. germanica* F. и *V. rufa* L. на различных стадиях онтогенеза, бумажной массы их гнезд, футляров куколок и крышечек сот показало, что в течение жизни происходит нарастание содержания и аккумуляция тяжелых металлов (Bičík, 1987).

В лабораторных условиях А. В. Жулидовым и Н.А. Дубовой (1992) изучались особенности миграции Hg и Cd из пищи в потребляющих ее некрофагов *Calliphora vicina* R.D. (Diptera, Calliphoridae). Личинки первого и второго возрастов интенсивно накапливали в своих организмах эти металлы так, что их концентрация даже превышала таковую в пище. При окукливании личинок 3-го возраста происходило снижение концентрации металлов. После вылупления имаго этот процесс продолжался, что, видимо, связано с активным выведением металлов из организма. Предполагается, что на этой стадии происходит физиологическая смена белковой диеты на углеводную, которая позволяет приступить к продуцированию яиц. Предшествующее образованию яиц выведение металлов из организма можно рассматривать как приспособление, снижающее токсическое действие металлов на яйца в период их созревания в условиях загрязненных биотопов.

В районе городов Нижнекамск – Набережные Челны – Елабуга в период размножения содержались лабораторные популяции дрозофилы в виде баночных культур. При этом оказалось, что в условиях атмосферного загрязнения плодовитость мушек в популяциях, по сравнению с контролем, понижается и повышается темп спонтанного мутагенеза по доминантным летальным мутациям. Однократное воздействие этилена (основной компонент воздушных эмиссий химических предприятий) на стадии личинки приводит к снижению плодовитости имаго, причем угнетение прямо пропорционально увеличению концентрации газа в окружающей среде. В этом случае при хроническом действии

низких концентраций этилена в среде происходит не элиминация особей, а накопление спонтанных рецессивных мутаций. При высоких концентрациях этилена происходит жесткий стабилизирующий отбор по плодовитости: большинство малоустойчивых к этилену особей гибнет на стадии личинки, что искусственно снижает величину доминантных летальных мутаций в эксперименте (Окулова, Гринько, Калининкова, 1994).

В окрестностях г. Оломоуц (Чехия) изучали циркуляцию 16 химических элементов (металлов и Р) в популяциях 5 наиболее массовых видов журчалок (*Eristalis tenax* L., *Myathropa florum*, *Scaera pyrastris*, *Episyrphus balteatus*, *Chrysotoxum bicinctum*). При сравнении выборок из двух местностей с различной загрязненностью окружающей среды оказалось, что имеется значительная разница в содержании металлов между самцами и самками и у видов с разными типами питания личинок (сапро- или афидофагами). Самки содержали больше Р, К, Na, Ca, Mg, чем самцы. В теле самцов было больше Cu, чем у самок. У особей с загрязненной местности отмечено повышенное содержание Fe, Al, Cu, Pb, Sr, Cr, Ni, Cd, а у особей из относительно чистой местности – Mn (Bičík, 1986).

Шмидт Герард (Schmidt Gerhard, 1991) оценивал характер развития, плодовитость и жизнеспособность кобылок *Aiolopus thalassinus* в 2-х последовательных генерациях (F_1 и F_2) в почве, обработанной растворами $HgCl_2$ (0,1 – 12 мг/л), $CdCl_2$ (2 – 100 мг/л) или $PbCl_2$ (25 – 500 мг/л). Вылупляемость нимф в обработанной почве была значительно снижена, особенно в присутствии Hg; минимальное воздействие оказывал Pb. Развитие нимф в обеих генерациях было удлинено в потомстве всех самок, контактировавших с Hg и Cd, и части самок, контактировавших с Pb. Живая масса имаго F_1 и F_2 была существенно ниже в потомстве самок, испытавших воздействие Hg или Cd. Продолжительность жизни имаго во всех вариантах опыта была сокращена, и в результате уменьшилось число откладываемых самками яиц.

Загрязнение природных водоемов в Финляндии соединениями ртути из промышленных стоков заметно сказывается на состоянии рыб и других водных

животных. Шутт Стефан и Нуортева Пекка (Schütt, Nuorteva, 1983) изучали влияние малых доз ртуторганических соединений на имаго мучного хрущака *Tenebrio molitor* (L.) путем оценки активности питания и движений жуков при скармливании им обычных и выкормленных на содержащей ртуть рыбе мух *Lucilia illustris* Mg.. Через три недели разница в активности в опыте и контроле стала заметной, а после 11 недель активность жуков снизилась в два раза.

Исследования, проведенные в 1986-88 гг., в сосняке, смешанном лесу и на влажных лугах, расположенных в зоне влияния воздушными загрязнениями цинкового комбината «Miasteczko Slaskie» (Польша), показали снижение численности особей и видов населения клопов (*Miridae*) и его положительную корреляцию с увеличением степени загрязнения (Lis, 1991).

В зоне загрязнения обычно происходит резкое увеличение численности сосущих фитофагов, особенно тлей. Вместе с сосущими насекомыми увеличивается численность их естественных врагов. Основная причина этого явления, скорее всего, кроется в нарушении синтеза белков в тканях растений и как результат накопления в их жидком содержимом свободных аминокислот (Чернышев, 1996).

Кроме того, сосущие насекомые, в отличие от листогрызуших, практически не страдают от загрязнения поверхности листьев. С ослаблением растений связывается также и увеличение численности подкорковых и стволовых насекомых. Показано, например, что в зоне выброса солей тяжелых металлов возникает мощное развитие ксилофагов (Чернышев, 1996).

Все же слишком сильные загрязнения среды обитания подавляют размножение насекомых. В зоне среднего загрязнения часто имеет место максимум численности. Так, численность жука-долгоносика *Strophosoma capitatum* Steph. на определенном расстоянии от источника загрязнения в 25 раз выше, чем на сильно загрязненных участках и в 5 раз – чем на чистых. Подобные оптимумы по уровню загрязненности были найдены для ряда бабочек. Даже непарный шелкопряд – насекомое с мощным биотическим потенциалом – угнетен

при большой концентрации промышленных выбросов, например, поблизости от алюминиевого завода г. Братска (Чернышев, 1996).

Изменение структуры микроконсорциумов тлей на березах в 1987-88 гг. свидетельствуют о резком ухудшении окружающей среды в зоне выбросов металлургического завода в Польше (Wojciechowski, Minoranskij, Kocot, 1991). Подобные изменения были связаны с нарушением химического состава растительной ткани под влиянием повышения концентрации SO_2 в воздухе.

Загрязнения сернистым газом влияют на биологические показатели тли *Myzus persicae* Sulz.. При умеренных концентрациях SO_2 скорость роста, плодовитость и скорость прироста популяции этого вида на рапсе возрастают, при высоких – снижаются. Предполагается, что стимулирующее действие SO_2 является не прямым, а косвенным, связанным с увеличением содержания свободных аминокислот в тканях кормового растения (Wu Kun-jun et al, 1992).

Изучение динамики численности тлей *Vaccosiphum avenae* и *Atheroides brevicauda*, а также кокцинеллид *Coccinella septempunctata* L. и *C. undecimpunctata* L. на лугу, поросшем *Puccinellia distans* Schibn. (*P. nuttaliana* Hitchc.) около завода, сильно загрязняющего воздух, показало, что в этой сильно загрязненной экосистеме имеется небольшое число видов сосущих насекомых-фитофагов, а вторичные консументы представлены большим числом видов. Биомасса вторичных консументов в данном случае превышала биомассу первичных консументов, а их биомасса, в свою очередь, была несравненно меньше биомассы продуцентов (Naumann, Schäller, 1986).

Анализ на содержание тяжелых металлов (Pb, Zn, Cd, Fe, Mn, Cu, Co, Ni) в почве, растениях цикория и в песчаном медляке *Opatrum sabulosum* (L.), проведенный в Ростовской области, на автодороге Ростов – Таганрог, показал, что вдоль автострады по обе стороны происходит загрязнение автомобильными выбросами зоны шириной до 15 метров (Minoranskij, Wojciechowski, 1991).

Пути переноса фторидов и их накопления в разных частях тела, вблизи алюминиевого завода, показаны Девиесом М.Т. и соавторами (Davies et al,

1992) на примере личинок пилильщика *Diprion pini*. Личинок, собранных в зоне загрязнения, в лаборатории доводили до окукливания на незагрязненной хвое сосны. Была выявлена четкая корреляция между уровнем содержания фторидов в личинках, их экскрементах и экзuviaх, а также – в хвое, на которой они были собраны. Личинки абсорбируют менее 2,5 % поглощенных фторидов; в куколках их не обнаруживается, а масса куколок не зависит от уровня загрязнения хвои, на которой они развивались. Сделан вывод, что фториды у личинок локализуются на поверхности тела и в содержимом кишечника. Выявлена также корреляция содержания фтора в личинках и их выделениях в зависимости от удаленности до алюминиевого завода.

В Братском и Искитимском районах А.В. Селиховкиным (1992) проведена серия экспериментов по выявлению физиологических адаптаций у двух видов молей к воздействию фтористых загрязнителей. Установлено, что интенсивное устойчивое в течение 20 лет загрязнение этими соединениями привело к формированию резистентных к воздействию фтора микропопуляций тополевой моли.

Промышленное загрязнение радикально изменяет плотность популяций насекомых. Это зависит как от фоновой плотности популяций, так и интенсивности, и типа загрязнения. Когда фоновая плотность низкая, незначительны и изменения по градиенту загрязнения воздуха (Kozlov et al, 1992). Если же фоновая превышает видоспецифический порог, характер изменения зависит от уровня загрязнения. Пик плотности популяции насекомых может зависеть от состояния кормовых растений, расстояния от источника загрязнения и его специфичности. Количество доступной пищи часто также меняется вдоль градиента загрязнения, тогда как пространственное распределение может изменяться различным образом и не обязательно совпадает с изменениями экологических условий.

Есть отдельные виды насекомых, численность которых всегда падает под влиянием загрязнений. Так, недалеко от цементных и металлургических заво-

дов резко снижается численность некоторых видов жужелиц и жуков-стафилинид, ряда сеноедов. Среди этих насекомых можно найти виды – индикаторы степени загрязненности местности (Чернышев, 1996). Накопление автомобильных выбросов, часто содержащих тяжелые металлы, вблизи от дороги, приводит к снижению численности форм, обитающих в подстилке и почве, а также листогрызущих энтомофагов. Наоборот, численность сосущих фитофагов (тлей, клопов-слепняков) увеличивается. Размножению сосущих вредителей способствует также обогащение растений около шоссе азотистыми соединениями. Вслед за сосущими насекомыми возрастает численность их энтомофагов (Чернышев, 1996).

Исследования, проведенные в Татарстане А.К. Жеребцовым (1995), в районах нефтедобычи, в условиях засоления пойменных лугов высокоминерализованными сточными водами путем их фильтрации, показали, что происходит обеднение видового состава жужелиц и сложение галофильного комплекса карабид.

В результате воздействия промышленных выбросов в Германии и сельскохозяйственных технологий комплексы жужелиц претерпевают изменения в структурном плане – обеднение фауны и выпадение из комплексов типичных пастбищных видов (*Carabus auratus* L., *C. nemoralis* Müll., *C. cancellatus* Dej., *Synuchus nivalis*, *Amara aulica* Panz.) и увеличение эвритопных видов (*Pterostichus melanarius* Ill., *Poecilus versicolor*) (Tietze, 1987).

В окрестностях г. Лейпцига в агробиоценозах в 1952 г. было зарегистрировано 52 вида жужелиц (*Carabidae*), а в 1985 – 61 вид. Некоторые обычные виды стали редкими, а редкие виды, напротив, доминирующими (Croy, 1987). Был сделан вывод о сильном модифицирующем влиянии воздушных эмиссий от промышленного центра на энтомофауну.

В Северной Чехии сравнивали фауну жужелиц дубово-ильмового леса на двух участках, один из которых расположен в непосредственной близости от химической фабрики. По индексу разнообразия выявлены значительные разли-

чия в фауне жуужелиц на двух участках (Vojtěch, 1983).

Наблюдения, проведенные В.Е. Боченко (1990) в разных древесно-кустарниковых насаждениях Кривого Рога и его окрестностях, показали, что под влиянием загрязнения воздуха у кокцинеллид наблюдаются уменьшение яйцекладки, абортивные процессы и отклонения по времени развития. Численность кокцинеллид в таких местах снижается до 1–2 вместо 10–16 экземпляров на 10–15 м².

Пылевые эмиссии цемента-известкового и азотного комбинатов в Польше оказывают вредное влияние на состав фауны муравьев (Puszkas, 1982). Правда, это не сказывается на их проникновение в агроценозы, но в то же время отмечено их полное отсутствие в районе азотного комбината, что связано с радикальными изменениями микроклиматических факторов. Снижение рН почвы в районе серного бассейна привело к доминированию муравьев среди хищников-геобионтов и вызвали изменения в видовом составе муравьев.

Исследование на содержание кадмия и других тяжелых металлов, проведенное в северных лесах (Nuorteva, 1992) показало, что происходит их накопление в организмах хвойных деревьев, подкорных жуков и т.д. Муравьи и пауки оказались мало восприимчивыми к тяжелым металлам. Отмечено, что соотношения кадмия и цинка не изменяются при их переходе из почвы в растения, но изменяются при поступлении в растительоядных насекомых.

При антропогенном воздействии на биоты в сообществах булавоусых чешуекрылых в лесах меняется соотношение тенелюбивых и светолубивых мезофилов, а на лугах – эврибионтов и других экологических группировок. Особенно уязвимы гигрофилы на пойменных лугах. Доля некоторых видов в сообществах при этом значительно возрастает (Голденков, 1990).

Большое внимание энтомологов привлекло явление так называемого индустриального меланизма. Оно отмечено примерно у 100 видов чешуекрылых. Наиболее известен полиморфизм окраски березовой пяденицы *Biston betularia* L., которая имеет две формы: обычную (*f. typical*), обладающую светлыми кры-

лями с темными крапинами, напоминающую поверхность ствола березы, и меланистическую (*f. carbonaria*) с равномерно черными крыльями почти без рисунка. Предлагалась гипотеза, что темная форма менее заметна на закопченных стволах березы, чем исходная светлая, и, следовательно, в меньшем количестве уничтожается птицами. Однако эта гипотеза сейчас оспаривается, т.к. темная форма преобладает и в некоторых относительно чистых с экологической точки зрения районах. В принципе, потемнение окраски часто коррелирует с повышенной жизнеспособностью и интенсивным метаболизмом (Чернышев, 1996).

Меланистическая форма *Odontoptera bidentata* на севере Великобритании, в пригородах достигала 70-80 % (в нач. 70-х гг. XX-го века), в сельской местности эта частота снижалась до 10 % (Cook et al, 1983). Если у березовой пяденицы *Biston betularia* L. меланизм поддерживался тем, что темные формы менее заметны на закопченной поверхности, то у *O. bidentata* механизм поддержания меланизма неясен, поскольку бабочки выбирали для отдыха закрытые места. Отмечено также, что повторный отлов самцов на виргильную самку давал большой процент возврата меланистов. Это свидетельствует о существующем отборе в их пользу. Выявлено также, что для меланистов характерен более поздний вылет.

В условиях, приближенных к природным, показано (Kauri et al, 1984), что бабочки *Biston betularia* L. предпочитают садиться не на ствол, а на горизонтальные ветки, поэтому использование данных о поедании птицами бабочек на стволах для обоснования концепции индустриального меланизма некорректно. Совки *Oligia lutruncula* и *O. strigilis* Cl. предпочитают неровные поверхности (часто с лишайниками). Ни у одного из исследованных видов не обнаружено предпочтения в выборе цвета субстрата ни обычными, ни меланистическими особями.

Исследования последних лет показали недостаточность традиционного объяснения возникновения меланизма у бабочек-пядениц *Phigalia titea*

(*Cramer*) на юге Новой Англии (США), т.к. в эксперименте меланистические формы предпочитали светлый фон темному или многие виды деревьев (при выборе – черный, белый, продольная и поперечная исчерченность). Наблюдения показывают, что меланистические формы могут быть мало заметны даже на очень светлых деревьях (береза, осина) из-за большого количества черных отметин на стволах (Sargent, 1985).

Отмечено возрастающее распространение меланизма среди совок рода *Oligia* в Финляндии (Haimi, 1987). В этом случае также критически рассматривается общепринятое мнение о криптическом значении такой окраски и роли избирательного хищничества.

В сельских районах Пенсильвании (США) в 1971-86 гг. на свет отлавливали ночных бабочек, среди которых встречались в немалом количестве и меланистические формы *Biston betularia cognataria* L., *Epicometis hortaria*, *Phigalia titea* F., *Charadra deridens* L., *Catocala ultrania* Esp. У всех видов, кроме *Biston betularia cognataria*, отмечена постоянная частота встречаемости меланистов (Manley, 1988).

Живые организмы непрерывно взаимодействуют с окружающей средой. Все имеющиеся на земле органические и неорганические вещества могут поступать в атмосферу в виде аэрозолей и газов. Адсорбируясь в почве, они через трофические цепи и сети, в конечном счёте, аккумулируются в организмах консументов. Одними из первых организмов, в которых происходит биоаккумуляция, являются растения – пищевой ресурс консументов 1-го порядка.

Основным, чаще всего единственным, источником минерального питания для растений служит почва. А.П. Виноградов (1952) считает, что все химические элементы, так или иначе, участвуют в жизненных процессах растений. Напротив, Д. Арнон (1962) полагает, что растения поглощают из почвы как нужные, так и ненужные элементы, и не всякий из них – необходимый. Не всегда обнаруживаемое в растении количество химического элемента отвечает потребностям организма. Здесь, важное значение имеют генотипический и эколо-

гический факторы, существенно влияющие на элементный химический состав растений (Ильин, 1985).

Наибольшее влияние на содержание подвижных соединений в почве оказывают реакция среды (pH), окислительно-восстановительные условия, наличие тонкодисперсных частиц, количество и качественный состав гумуса. Элементный химический состав растений, будучи генетически запрограммированным и потому относящимся к величинам константным, определяет постоянный спрос растений на тот или иной элемент. Избыток химических соединений воздействует, видимо, в большей степени, чем дефицит (Ильин, 1985).

Тяжелые металлы (за исключением ртути) в основном заносятся в атмосферу в составе аэрозолей. В осадках, выпадающих на поверхность почвы, могут содержаться свинец, кадмий, мышьяк, ртуть, хром, никель, цинк и другие элементы. Набор металлов и их содержание в аэрозолях определяется специализацией промышленных и энергетических предприятий. Металлы в аэрозолях в количестве от 10 до 30 % от общего выброса распространяются на расстояние 10 км и более от промышленного предприятия (Алексеев, 1987). При этом наблюдается комбинированное загрязнение растений, состоящее из непосредственного оседания аэрозолей и пыли на поверхность листьев и корневого усвоения тяжелых металлов, накопившихся в почве в течение продолжительного времени поступления загрязнений из атмосферы.

В культурном ландшафте наибольшее распространение имеют цинк, свинец, ртуть, кадмий, хром. Помимо непосредственного промышленного происхождения эти металлы могут быть занесены в окружающую среду иными путями. С развитием автомобильного транспорта можно ожидать поступления в почву самого распространенного металла – свинца, попадающего в окружающую среду с отработанными газами двигателей. Ртуть заносится в качестве фунгицидов в сельском хозяйстве и при производстве целлюлозы на целлюлозно-бумажных предприятиях, с компостами из бытового мусора, где она оказывается из использованных люминесцентных ламп.

Заметные количества хрома могут обнаружиться в ландшафте в результате применения в качестве удобрений, осадков сточных вод канализации городов с развитой часовой, кожевенной и тяжелой промышленностью, при известковании почв шлаками металлургических производств. Обогащение ландшафта цинком может произойти при систематическом использовании в качестве органических удобрений осадков сточных вод городов и при сжигании отходов резины.

Таким образом, возрастающий "металлический пресс" на природные ландшафты становится постоянно действующим экологическим фактором.

1.2. Ипользования животных для целей биоиндикации

Практически любое химическое соединение поглощается и усваивается живыми организмами. Равновесное состояние или состояние насыщения в процессе усвоения достигается в том случае, если его поступление и выделение из организма происходят с одинаковой скоростью. Установившаяся при этом в организме концентрация называется концентрацией насыщения. Если она выше установившейся в окружающей среде, происходит биоаккумуляция. Характер обогащения элементами или веществами зависит от вида организма и является одним из важных свойств, определяющих разнообразие живых организмов в биосфере. Организмы способны без вреда для себя переносить присутствие определенных количеств загрязняющих веществ (Корте и др., 1996).

Способность (или ее отсутствие) организма выводить поступившие в него посторонние вещества и восстанавливать нарушенное физиологическое равновесие в решающей степени зависит от окружающих условий и молекулярно-биологического потенциала самого организма. В принципе все растения и животные способны в определенной мере выводить довольно высокие концентрации природных или иных посторонних веществ из организма экскрецией (например, в виде водорастворимых метаболитов), либо связывая их в своих

тканях (например, галогенированные органические соединения в жировых тканях). Все процессы разложения, экскреции и отложения (связывания) называют выведением (или элиминированием); они происходят в организме последовательно или одновременно. Время и эффект вредного воздействия могут не всегда коррелировать друг с другом. Наблюдаются заметные биохимические изменения, нарушения поведения, различные формы сублетальных явлений на физиологическом и морфологическом уровнях, долговременные вредные эффекты, приводящие к гибели, и, наконец, быстрая смерть. За счет увеличения скорости экскреции, например, через почки или у одноклеточных – через стенки клетки, токсическая концентрация может снова снизиться до "переносимого" значения. Кроме того, инактивированные вначале вредным веществом ферментативные системы после регенерации могут восстановить свою метаболическую активность и способствовать детоксикации (Корте и др., 1996).

Проводя исследования содержания микроэлементов и тяжелых металлов в воде, донных отложениях и различных представителях биоты оз. Байкал Е.И. Грошева и Г.Н. Воронская (1996) выявили, что низкие, по сравнению с другими пресноводными, значения коэффициентов накопления токсичных следовых элементов, например, ртути и кадмия, свидетельствуют не только о высокой чистоте этого озера, но и о высокой интенсивности процессов самоочищения, выводящих тяжелые металлы в виде труднорастворимых соединений из биохимического круговорота в донные отложения.

Вредные вещества могут поступать из воды и воздуха (прямое поступление) или по цепи питания (косвенное поступление). Баланс между процессом поступления вредного вещества, с одной стороны, накоплением и выделением, с другой, в бóльшей степени зависит от внутренних процессов в организме, т.е. от его способности к накоплению и выделению вредных веществ. Некоторые организмы имеют механизмы поддержания процесса накопления в определенных "переносимых" пределах. Например, рыбы и ракообразные метаболизируют ароматические углеводороды легче, чем большинство моллюсков. Кроме

того, организм рыбы способен регулировать содержание Cu и Zn в мышцах, однако не может этого делать в отношении Hg (болезнь Минамата). Многие водные насекомые накапливают в своем теле металлы на уровне их концентрации в окружающей среде (Корте и др., 1996).

При очень малых дозах воздействия металлов некоторые ферменты осуществляют отложение металлов про запас "под контролем", причем откладывают эти металлы в форме металлорганических соединений, содержащих серу. Тиольные группы меркаптанов (буквальный перевод "улавливающие ртуть"), например, имеют кислотные свойства и образуют с ионами тяжелых металлов (ТМ) соли (меркаптиды). Эта реакция соответствует одному из самых известных конкурентных путей торможения активности ферментов, причем Au, Cd, Hg, Pb и Zn являются предпочтительными реакционными партнерами. Такие металлорганические соединения, содержащие серу, называют металлотионинами (Корте и др., 1996).

Биоиндикаторы (тест-объекты) должны принадлежать к разным звеньям трофодинамической цепи (Степанов и др., 1987). Степень концентрации токсиантов постепенно увеличивается от биокосной среды к автотрофам и, далее, к гетеротрофам, достигая максимума в организмах крупных хищников. Это относится ко всем основным типам загрязняющих веществ, в частности, к ДДТ (Woodwelk, 1967) и к тяжелым металлам (Богомолов и др., 1959).

Примером биоаккумуляции веществ могут быть сравнительные данные о концентрации ряда элементов в тканях рачка *Calanus finmarchicus* и окружающей среде – воде, представленные в таблице 1.1.

Под коэффициентом обогащения или аккумуляции понимают соотношение концентрации вещества в организме к концентрации того же вещества в окружающей среде или пище. Коэффициент аккумуляции ниже 1 свидетельствует о абиотическом накоплении данного вещества в окружающей среде. Коэффициент аккумуляции более 1 указывает, как видно из приведенного выше примера, на обогащение живого организма.

Таблица 1.1

Сравнение содержания химических элементов в морской воде и теле рачка *Calanus finmarchicus* (Корте и др., 1996)

Химические элементы	Морская вода, масс., %	<i>Calanus finmarchicus</i> , масс., %	Коэффициент обогащения
Кислород	85,966	79,99	0,93
Водород	10,726	10,21	0,95
Хлор	1,935	1,05	0,54
Натрий	1,075	0,54	0,50
Магний	0,130	0,03	0,23
Сера	0,090	0,14	1,6
Кальций	0,042	0,04	1,0
Калий	0,039	0,29	7,4
Углерод	0,003	6,1	2000
Азот	0,001	1,52	1500
Фосфор	<0,0001	0,13	20000
Железо	<0,0001	0,007	1500

Не используемые организмами природные вещества либо не активны и не потребляются организмом, либо, в ходе эволюции, у организма сложились механизмы его выделения, либо вещества хорошо усваиваются, но образуют в нем индифферентный балласт. У высших организмов не существует специфических механизмов количественного удаления органических ксенобиотиков, поэтому возможно отложение, например, липофильных веществ в жире. Аккумуляирование вредных веществ является нежелательным процессом, т.к. может оказать отрицательное воздействие на человека и другие живые организмы.

На литорали некоторых бухт Белого моря часто встречаются выходы на поверхность подземных вод, обогащенных солями железа и оставляющих ржавый налет на грунте, водорослях и на обитающих поблизости гидробионтах, особенно на домиках баянусов и раковинах мидий. Известно, что в теле мидий в процессе фильтрации происходит накопление химических элементов, и в первую очередь, железа и цинка (Морозов и др., 1984; Христофорова, 1989). Результаты анализа, проведенные И.О. Алякринской и Н.Г. Сторожуком (1992), показали, что обитающие близ источника мидии аккумулируют, прежде всего,

значительное количество железа. Большая часть исследованных моллюсков, живущих в русле ручьев на расстоянии 1-5 м от основной струи источника (Бухта Круглая Чупинского залива), содержит около 1250 мкг железа на 1 г сухого веса, т.е. в пять раз выше, чем мидии с фонового участка мыса Картеш (275 мкг/г). Ближе к источнику обнаружены еще более высокие концентрации железа (в 6-9 раз больше, чем с фоновых участков).

После железа высоких концентраций достигает цинк. У мидий, обитающих близ источника, его концентрация в 1,5-2,5 раза выше, чем у моллюсков с фоновых участков. Содержание марганца и хрома у мидий, обитающих у источника, соответственно в 1,5-2 и 2-3 раза больше по сравнению с фоновым. По содержанию меди и никеля мидии, обитающие близ источника, не отличаются от фоновых. По сравнению с ранее исследованными беломорскими и баренцевоморскими мидии у источника отличаются более высоким содержанием Mn (в 3 раза), Zn и Cu (в 4 раза), Fe (в 6 раз), Ni (в 10-20, иногда в 40 раз) и в то же время в сотни раз меньшим содержанием Pb. У мидий с фоновых участков содержание тяжелых и переходных металлов также больше.

Хорошо известно неравномерное распределение микроэлементов по органам и тканям гидробионтов, связанное с особенностями поступления их в организм (Патин, Морозов, 1981). У мидий, обитающих в бухте Круглой в отдалении от источника, наибольшее количество железа, меди и марганца обнаружено в печени, затем следуют жабры и край мантии, в которых концентрации этих микроэлементов в 2-3 раза меньше. Наибольшее количество цинка, никеля и хрома содержат край мантии и нога, тогда как в печени их содержание в два раза меньше. Если расположить исследованные химические элементы в порядке убывания их концентраций, то получатся следующие ряды:

печень: $Fe > Zn > Cu > Mn > Cr > Ni$,

жабры, гонады: $Zn > Fe > Cu > Mn > Cr > Ni$;

нога, край мантии, задний аддуктор: $Zn > Fe > Cr > Ni > Mn > Cu$.

Несмотря на высокие уровни концентраций металлов, мидии развиваются

внешне нормально. Это подтверждает наличие специфической системы в организме гидробионтов, нейтрализующей токсическое действие тяжелых металлов (George, Pirie, 1980). Значительная часть железа, возможно, выделяется наружу вместе с мочой и фекалиями, а также запасается в биссусных нитях. По определению И.О. Алякринской и Н.Г. Сторожук (1992), в биссусных нитях моллюсков близ источника содержание железа в десятки раз больше, чем в мягких тканях. Содержание в биссусе других микроэлементов тоже значительное.

Методом атомно-абсорбционной спектроскопии (ААС) Аугиер Х. с соавторами (Augier, et al, 1990) определил концентрации Cd, Cu, Hg, Pb и Zn в различных партиях моллюсков *Mytilus galloprovincialis* L., отобранных в порту Фос (Франция). Была выявлена зависимость между концентрациями металлов и размером раковин.

Многие виды веснянок способны переносить различную степень сапробности воды, что позволяет использовать их в качестве биоиндикаторов водной среды. Личинки роют норки в верхнем слое донных отложений, богатых органикой, и таким образом показывают тенденцию к экологическому загрязнению. По наличию или отсутствию тех или иных видов веснянок, можно на протяжении всего года судить о таких факторах, как недостаток кислорода, присутствие отравляющих веществ и др. По данным изучения дрейфа водных насекомых (поденок, веснянок, ручейников, стрекоз, клопов), можно делать выводы о загрязнении воды хлорорганическими, фтористыми, фенольными соединениями, солями тяжелых металлов (Злотин и др., 1998).

Г.Н. Ганин (1995), изучая уровень современного содержания десяти тяжелых металлов в 45 почвенных беспозвоночных животных, обитающих на территории Большехедьинского, Комсомольского и Хинганского заповедников, выявил географическую изменчивость концентрации металлов в биомассе модельных видов. Существенных различий по содержанию ТМ в животных разных трофических уровней (хищники, сапрофаги и фитофаги) не обнаружено.

Правда, у сапрофагов несколько повышено содержание марганца и стронция, который является химическим аналогом кальция и в больших количествах присутствует у животных с кальцинированными покровами (*Mollusca*, *Diplopoda*). Географическая изменчивость содержания микроэлементов в особях одного вида предположительно объясняется лишь выпадением в промышленных зонах соединений металлов с атмосферными осадками (Покаржевский и др., 1987). Однако тот факт, что на освоенной территории Дальнего Востока концентрации металлов в биомассе могут быть выше, чем на заповедной, свидетельствует о влиянии природных концентраций (оруднений) металлов (Ganin, 1993). В каждой геохимической провинции у видов-индикаторов может быть своя фоновая точка отсчета.

У представителей моллюсков-сапрофагов *Succinea lauta* (L.) и *S. ablonga* L. отсутствуют различия по содержанию стронция, у *Bradibaena ussuriensis* и *B. taacki* – по содержанию кобальта, хрома, никеля, марганца и стронция. В то же время два рода семейства жуужелиц по среднему содержанию анализируемых элементов в биомассе этих беспозвоночных разнятся между собой в 2-10 раз. Из этого можно сделать вывод, что экологически близкие виды одного рода могут быть приняты в качестве одного тест-объекта для мониторинга тяжелых металлов. Надо отметить, что имагинальная и личиночная стадии жуков (*Slipha perforata* и *Hypoganomorphus laevicolis*) занимают различные экологические ниши. Сравнение содержания ТМ в экзuviaх диплопод *Scleroprotopus coreanus* и только что перелинявших особях этих животных показало, что ряд элементов (свинец, хром, стронций) выводится из организма именно при линьке. Более ранними исследованиями (Denneman, Van Straalen, 1991) показано, что резкое увеличение концентрации тяжелых металлов в телах беспозвоночных начинается со строго определенных концентраций этих металлов в корме и интенсивно продолжается первые 3-4 дня. Затем наступает динамическое равновесие (Антонов, 1988). По данным Г.Н. Ганина (1992), у беспозвоночных с наименьшей нижней фоновой концентрацией ТМ в биомассе раньше других повышает-

ся уровень содержания анализируемых микроэлементов. Именно эти беспозвоночные являются наиболее чувствительными тест-объектами на изменение содержания металлов в среде обитания.

Для европейской части России и Урала Д.В. Зейферт и И.М. Хохуткин (1995) в качестве объектов биоиндикации предложили три вида наземных моллюсков отряда *Geophila*: *Bradybaena frukticum* Mull., *Deroceras agreste* L., *Arion subfuscus* Drap. Массовый крупный слизень *Deroceras reticulatum* L. не может являться объектом мониторинга по причине ярко выраженной синантропности. В качестве тест-объекта годится также янтарка *Succinea putris* L. При одинаковой концентрации в почве или растительности слаботоксичные для наземных моллюсков поллютанты накапливаются в организме в значительно большем количестве, чем высокотоксичные (Edwards, 1976).

Размах индивидуальной изменчивости токсического эффекта ТМ у животных (Hartenstein et al., 1981) зависит как от чувствительности отдельного организма, так и от индивидуальных особенностей аккумуляции им элемента. Поэтому для оценки индивидуальной изменчивости аккумуляции ТМ в природных популяциях А.В. Жулидовым и др. (1987) были исследованы два модельных вида беспозвоночных на содержание в них ртути. Неравномерность распределения концентрации ртути в популяциях изученных беспозвоночных (пресноводный брюхоногий моллюск – *Lymnaea stagnalis* L. и кивсяк – *Rossius krassleri*) тем заметнее, чем выше загрязнение ею субстрата. При этом на загрязненных участках особи содержат больше концентрации ртути, чем на чистых. Но среди кивсяков и прудовиков с загрязненных территорий встречаются (по многолетним данным – от 14 до 52 % всех исследованных особей) экземпляры, концентрация ртути в которых не отличается от таковой в теле животных, собранных на чистых участках. Это явление у моллюсков наблюдается при рассмотрении особей разных размерных групп, а у кивсяков – разного возраста и пола.

Сходная картина распределения концентраций свинца и цинка обнаруже-

на у особей дождевого червя *Dendrobaena octaedra Sav.*, собранных в различных точках ареала (Жулидов и др., 1984), что позволяет считать такое распределение не зависящим от вида животных и загрязнителя.

Для анализа аккумуляции стабильных липофильных веществ из почвы была использована трехфазная модель: почва – почвенная влага – дождевые черви (Cornell, Markwell, 1990). Подобная модель разработана по аналогии с известным уже переходом липофильных веществ из донных отложений в интерстициальную воду, а из нее – в организмы. Было выяснено, что переход этих веществ осуществляется пассивным процессом.

В отличие от водных организмов у наземных животных биоаккумуляция происходит в основном за счет питания. Усвоение химических соединений из почвы дождевыми червями не всегда приводит к обогащению их организма химикатами. Вследствие тесного контакта внешней поверхности дождевых червей с почвой вещества усваиваются ими не только орально, но и через поверхность тела. Процесс поступления веществ из почвы происходит, вероятно, аналогично процессу накопления у водных организмов. Степень усвоения вредных веществ зависит от физико-химических свойств веществ, типа почв и т.п. (Storck, 1980).

Влияние воздушных эмиссий на развитие живых организмов может происходить и через кормовые растения, и опосредованно через воздушную среду обитания как это было показано в экспериментах С.М. Окуловой, Р.А. Гринько и Т.Б. Калининковой (1994) на примере дрозофилы (см. 1.1.) и рыжей полевки. При изучении природных популяций рыжей полевки в ходе весеннего размножения в районе треугольника Нижнекамск – Набережные Челны – Елабуга было выявлено, что в них происходит повышение плодовитости с одновременным повышением эмбриональной смертности, которая превышает контрольную на 4,1 %.

Высокая концентрация пылевидных промышленных загрязнителей ($> 4 \text{ мг/см}^2$ поверхности листа) является летальной дозой для всех изучаемых че-

шуккрылых, а при питании листьями с меньшими количествами загрязнителей отмечается высокая смертность гусениц младших возрастов, изменение питания и их роста, уменьшение морфометрических показателей личинок и имаго, плодовитости, удлинение сроков развития (Еремеева, 1988а, 1988б, 1989). Реакция чешуккрылых на воздействие пылевидных загрязнителей является видоспецифичной. Полифаги (непарный шелкопряд, совка отличная) обладают большей устойчивостью к действию загрязняющих веществ по сравнению с моно- и олигофагами (черемуховая моль, боярышница, пяденица вязовая).

В экосистемах, подверженных действию промышленных выбросов, удобрений, пестицидов, мелиорации, рекреации и выращивании монокультур, уменьшаются показатели видового разнообразия и численность доминирующих видов (всеядных и хищных) нематод. Под влиянием антропогенных стрессов часто повышается численность нематод, являющихся облигатными паразитами растений (Wasilewska., 1991).

Удобным тест-объектом, например, в лесных экосистемах, могут быть жуки-короеды. Необратимо ослабленные отмирающие деревья обильно ими заселяются, но в случае гибели насаждений от загрязнения атмосферного воздуха химическими веществами короеды не получают широкого распространения. Поэтому факт отмирания насаждений при отсутствии короедов может служить индикатором загрязнения воздуха веществами промышленного происхождения (Стадницкий, Родионов, 1988).

На изменение популяционных характеристик *Lithocolletis populifoliella* Tr. *L. apparella* H.-S. влияет уровень промышленного загрязнения. Морфометрические исследования показали, что при ухудшении состояния популяции (снижение процента вылета) изменяются и морфометрические характеристики. Наиболее удобным признаком при этом является размер голени самок. Его можно использовать как тестовую для комплексной оценки состояния всей популяции или ее части (Денисова, Селиховкин, 1989).

Индустриальный меланизм (см. 1.1.), который можно использовать как

показатель загрязнения среды, помимо бабочек, встречается у некоторых жуков (коровки *Adalia bipunctata* L.), некоторых тлей и цикад. Скорее всего, этот меланизм связан с загрязнением местности. Наряду с изменением окраски возможны и изменения размеров тела и микроструктуры его поверхности (Чернышев, 1996).

Меланистические особи *Adalia bipunctata* L. в Финляндии встречались, в основном, в городах. В Хельсинки меланисты составляли 10 – 12 % популяции и исчезали в 15 км от города. В Ленинграде (1988) доля меланистов адалии достигала 85 % и снижалась до 50 % в 12 – 40 км. В Таллинне и Нарве меланисты этого вида составляли соответственно 27 и 20 %. Концепция термального меланизма в данном случае не оправдывается. Сходное проявление меланизма у совки *Oligia strigilis* служит индикатором загрязнения воздуха. Комплекс данных позволяет считать меланизм *A. bipunctata* L. промышленным, хотя селективные преимущества темных жуков остаются не ясными (Kauri, Albrecht, 1988).

Классическим примером изучения морфологической изменчивости у индикаторных животных является работа Н.В. Ковылиной и И.О. Выходцевой (1993), которые в качестве тест-объектов для биоиндикации среды использовали озерную лягушку (*Rana ridibunda* Pall), обитающую в окрестностях г. Волгограда и Волгоградской области. Было выявлено, что при увеличении загрязнения водоемов (Волжский химлиман) четко прослеживается тенденция возрастания процента морфы *striata* у озерных лягушек. К тому же под влиянием загрязнения изменяется вес внутренних органов по отношению к весу тела озерных лягушек (индексы). Любые изменения условий среды, требующие повышения уровня метаболизма животных, приводят к интенсификации функций органов и, соответственно изменению их размеров. В водоемах, подверженных техногенному влиянию, происходит значительное увеличение индексов сердца и почек и уменьшение индексов печени лягушек, что может использоваться при индикации состояния водоемов.

Кроме того, ими же было выяснено, что для определения первичного загрязнения достаточно использовать средние величины морфометрических признаков лягушек: максимальная ширина головы у основания челюстей, как самок, так и самцов. При необходимости четко отразить степень загрязнения могут быть использованы средние значения: длина 1-го пальца задней лапки, длина пяточного бугра самцов. Для выявления только сильного загрязнения целесообразно использовать средние значения длины тела, расстояния между барабанными перепонками, расстояния от кончика морды до переднего края глаза, длины бедра, длины голени, длины задней лапки, длины пяточного бугра самок и длины тела, расстояния между барабанными перепонками, расстояния от кончика морды до переднего края глаза, длины бедра, длины голени, длины задней лапки самцов.

Также, Н.В. Ковылиной и И.О. Выходцевой (1993) установлено, что для использования в биоиндикационных целях пригодны коэффициенты вариации морфологических признаков лягушек: при интенсивном техногенном загрязнении – ширина головы у основания челюстей, расстояние от кончика морды до переднего края глаза, длина бедра, длина голени, длина 1-го пальца задней лапки, длина пяточного бугра самок и длина тела, расстояние между барабанными перепонками, ширина головы у основания челюстей, расстояние от кончика морды до переднего края глаза, длина бедра, длина 1-го пальца задней лапки самцов. Для выявления наличия загрязнения в целом достаточно использовать только коэффициент вариации расстояния между барабанными перепонками.

Как видно из приведенных выше примеров, в качестве биоиндикаторов среды в самых разных аспектах можно использовать самые разнообразные жизненные формы и собственно виды животных, обитающих в самых разнообразных условиях существования – от водной до наземной. Но наземная среда обитания более разнообразна по микроусловиям, а значит к наземным животным требуется индивидуальный подход для выявления их пригодности в качестве биоиндикаторов среды. Кроме того, следует обращать внимание на ис-

пользование в качестве индикаторных критериев оценки состояния окружающей среды морфологическую изменчивость модельных объектов и выявлять среди изучаемых параметров диагностические признаки. К сожалению, в настоящее время имеется недостаточно работ подобного характера по отдельным группам насекомых.

Результаты, приведенных выше исследований показывают, что беспозвоночные и позвоночные животные чутко реагируют на изменения среды в результате техногенного влияния и могут служить биоиндикаторами. Регистрация изменений популяционных и индивидуальных количественных и качественных характеристик животных отражает состояние среды на уровне консументов и позволяет накапливать информацию о трансформации сообществ в целом.

В Белоруссии в 1992 году впервые был представлен опыт создания компьютерных банков данных для целей мониторинга по почвенным беспозвоночным. В силу высокой чувствительности к загрязнению окружающей среды и большого значения для процессов почвообразования в качестве приоритетных объектов мониторинга рекомендованы почвенные жесткокрылые и панцирные клещи (Мацвеевка, Хацько, 1992). Почва является трехфазной средой, в которой, в конечном счете, происходит аккумуляция всех соединений, в том числе и техногенных.

1.3. Изменение ареала бронзовки рябой (*Oxythyrea funesta* (Poda.))

В данной работе в качестве модельного объекта для изучения структурных изменений популяций под влиянием промышленных загрязнений нами использовалась бронзовка рябая (*Oxythyrea funesta* (Poda.)) из семейства пластинчатоусых жуков (*Coleoptera: Scarabaeidae*).

Данный вид, включенный с 1995 года в Красную книгу Республики Татарстан (Муравицкий, Капитов, 1995) и отнесенный ко II категории по МСОП, использовался в работе согласно нижеприведенным правовым документам (Колесник, 1998):

1. В пункте 1.1. Положения о ведении Красной книги Республики Татарстан говорится "Основными задачами ведения Красной книги Республики Татарстан являются: обеспечение эффективной охраны редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов, слежение за их состоянием, организация научных исследований ...";

2. В пункте 2.2. Положения о ведении Красной книги Республики Татарстан указано "Сбор информации о редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов осуществляется ..., (в том числе) работниками ВУЗов (Постановление Кабинета Министров Республики Татарстан от 20 августа 1996 г., № 714);

3. В законе Республики Татарстан "Об охране окружающей природной среды" № 1040 от 12 февраля 1997 г. в Статье 76. Научно-экологические исследования пункт 1 гласит, что "... высшие учебные заведения разрабатывают и утверждают комплексные программы и планы научных исследований в области охраны и оздоровления окружающей природной среды, рационального природопользования и воспроизводства природных ресурсов и создают необходимые условия для эффективных экологических исследований и внедрения полученных результатов";

4. Документом, регламентирующим право использования определенных

видов растений и животных, занесенных в Красную книгу РТ (изданную в 1995 г.), является Постановление Кабинета министров РТ № 41 от 30 января 2001 г. "Об утверждении Порядка выдачи разрешений на содержание в неволе и реинтродукцию в природу редких и находящихся под угрозой исчезновения животных, занесенных в Красную книгу Республики Татарстан";

5. В пункте 1.4. Постановления указано о возможности содержания в неволе диких животных, принадлежащих к видам, занесенных в Красную книгу Республики Татарстан, допускается в научных целях.

Правомочность использования данного вида для изучения состояния их популяций была подтверждена Министерством экологии и природных ресурсов Республики Татарстан и Управлением государственной экологической экспертизы Министерства охраны окружающей среды и природных ресурсов РТ следующими разрешительными документами:

- письмом министра экологии и природных ресурсов РТ Петровым Б.Г. от 15.04.03 № 1877/10 на имя ректора Елабужского госпедуниверситета;
- разрешением № 03-03 на содержание в неволе и реинтродукцию в природу бронзовки рябой от 20.06.03 № 3181/10.

Согласно данным одного из ведущих энтомологов в Российской Федерации С.И. Медведева (1964), северная граница ареала оленки (бронзовки) рябой (*Oxythyrea funesta* (Poda.)) начинается от Калининградской области, далее следует на Каунас, Витебск, оттуда резко спускается на юго-запад и юг к Житомирской области, далее через северную часть Киевской и Черниговской областей – до Сумы, Белгорода, Нового Оскола, Задонска, Тамбова, Саратова, Куйбышева, Бугульмы, Белебея, Тургая. Южная граница, от устьев Дуная, следует по черноморскому побережью Украины и Кавказа – до Пицунды, к северным склонам Кавказского хребта, оттуда – через крайний юг Краснодарского и Ставропольского краев, Орджоникидзе, Дагестан – к побережью Каспийского моря. По берегу моря граница идет от дельты Терека, к верхнему течению Кумы, далее – на север к Волгограду, до Волги, к Уральску, Оренбургу и Тургаю.

По данным сорокалетней давности, восточная граница ареала в пределах Республики Татарстан проходила через г. Бугульму. По данным Н.М. Утробинной (1964), в пределах Республики Татарстан в начале 60-х годов XX века отмечены лишь единичные экземпляры для зоны южной тайги Низменного Заволжья; в Среднем Поволжье данный вид встречался очень редко. В конце 80-х годов прошлого столетия вид отмечен Муравицким О.С. в Раифском лесничестве (Зеленедольский район РТ) Волжско-Камского госзаповедника.

Наши исследования, проведенные в период с 1999 по 2003 гг., в Северо-восточном регионе Республики Татарстан, показали, что распространенность вида в северо-восточном Предкамье и Закамье РТ широкая и численность особей в популяциях достаточно высокая, вполне обеспечивающая воспроизводство популяций на стационарном уровне. Вид является вполне обычным, встречающимся в течение всего малого вегетационного периода. На подходящих биотопах образует локальные массовые скопления. На территориях, не подверженных промышленному загрязнению, средняя плотность популяций бронзовки рябой составляет в среднем 80 особей на единицу учета ($S = 50 \times 50$ м). Соотношение полов оптимально равновесное, т.е. 1 : 1, что свидетельствует о благоприятных условиях существования вида (см. табл. 4.1). Лишь на территориях, расположенных в непосредственной близости от промышленных центров, численность особей в популяциях снижена почти в два раза и уменьшаются их линейные размеры. Соотношение полов в таких популяциях клонится в сторону увеличения доли самцов. Основными факторами, ведущими к дестабилизации и сокращению популяций данного вида, являются промышленное загрязнение среды и сокращение территорий, пригодных для их обитания. Впрочем, эти же факторы одинаково влияют на популяции любых других организмов.

Подобную ситуацию можно объяснить следующими обстоятельствами.

В 1766 году лесистость Казанской губернии составляла 51,2 %, а площадь лесов – 3265,1 тыс. га (Гаянов, 2001). С момента генерального межевания земель России «для приведения их в известность и установления бесспорного и

прочного земледелия», как говорилось в Указе, до начала XX века площадь лесов в Казанской губернии уменьшилась на 1,411 тыс. га, лесистость сократилась на 22,1 %. Если в конце XVIII века в районах Предкамья леса занимали 59 % территории, а Закамья – 47 %, Предволжья – около трети территории, то в настоящее время лесистость Предкамья составляет 14,3 %, Предволжья – 11,8 и Закамья – 15,5 %.

За указанный период ландшафты республики значительно изменились: лесостепная зона продвинулась севернее в результате сведения лесов, а участки южной тайги сохранились только на севере республики. Вырубка лесов и перевод большинства обезлесенных территорий под пашню повлекли за собой развитие эрозионных процессов. В результате интенсивной линейной эрозии произошло падение уровня грунтовых вод и началась общая псевдосемиаридизация ландшафтов Татарстана, которое проявляется в ксерофитизации растительного покрова, замещения более сухолюбивыми сорными и лесостепными видами растений видов более влаголюбивых, в частности бореальных. Безлесность лугов поддерживается искусственно, за счет использования их в качестве сенокосов и пастбищ (Бакин и др., 2000). В XX веке мощным антропогенным фактором, трансформирующим экосистемы, стало химическое загрязнение многочисленными промышленными предприятиями и сельское хозяйство.

На территориях с нарушенным естественным растительным покровом адвентивные растения экологически замещают аборигенные виды, а лесостепные и степные виды проникают на территории, на которых некогда произрастали широколиственные и таежные леса. Кроме того, происходит сокращение ареалов лесных видов. Смена растительного покрова неизбежно приводит и к изменению фауны.

Например, для Татарстана В.А. Бойко и соавторы (2001) отмечают смещение за последние тридцать лет границ ареала иксодового клеща *Ixodes persulcatus* в северном направлении, от реки Волга к центральному Предкамью, что связано с сокращением или изменением состава лесных массивов и ксеро-

фитизацией климатических условий. Одновременно южнее таежной подзоны Предкамья, в северо-западном направлении происходит расширение ареала лесостепного вида клеща *D. reticulatus* и лесного вида *I. ricinus* – в северо-восточном направлении.

Подобные изменения ландшафтов, ведущие к смене флоры и фауны, известны и для других регионов России. Наблюдения в Оренбургских степях и в степях Зауралья показали, что в тех местах, где воздействие выпаса и огня исключено, происходит коренное изменение степной растительности. Здесь активно расселяются кустарники (вишня степная, миндаль карликовый, таволга зверобоелистная, кизильник черноплодный и др.), оттесняющие ковыль, типчак, другие дерновинные злаки и разнотравье. Формирование зарослей кустарников на месте степей приводит к локальному вымиранию многих видов степных растений и смене видов животных (Воронов и др., 2002).

В современном состоянии вся территория республики входит в пределы ареала бронзовки рябой, которая является лесостепным видом, обитающим в мезофитных стациях интразональных ландшафтов, лесополос, лесных опушек, зарослей кустарников и садов.

Доводом в пользу данного утверждения может служить материал, полученный нами при изучении популяций этого вида, расположенных на территории Республики Башкортостан. В указанные в начале обоснования сроки, нами также были изучены популяции, расположенные в окрестностях д. Алтаево. Данный населенный пункт расположен в 80 км восточнее от г. Нефтекамск. Здесь средняя плотность популяций составляла 54 особи / S при оптимально равновесном соотношении полов. На указанной территории также происходит сокращение лесных массивов, и ареал данного вида в пределах Российской Федерации расширяется на восток.

Таким образом, ареал данного вида вышел за пределы Республики Татарстан, и по этой причине данные, указанные в Красной книге РТ, не соответствуют современной действительности. Поэтому, целесообразно пересмотреть статус бронзовки рябой и решить вопрос о выведении данного вида из Красной книги Республики Татарстан.

ГЛАВА 2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СИТУАЦИЯ В РЕГИОНЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И ЕГО ПРИРОДНО-ХОЗЯЙСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

2.1. Общая характеристика загрязнения воздушного бассейна на территории Республики Татарстан

В Республике Татарстан степень концентрации промышленного производства неоднородна. Подавляющая часть (около 95 %) ее промышленного потенциала сосредоточена в трех экономических районах:

1. Северо-западный старопромышленный регион, основа которого – Казанско-Зеленодольская агломерация; ведущими отраслями являются машиностроение, химическая и легкая промышленность;
2. Северо-восточный молодой индустриальный регион с ядром в Набережночелнинско-Нижнекамской городской агломерации со специализацией на автомобилестроении, химической и нефтехимической промышленности и электроэнергетике;
3. Юго-восточный нефтедобывающий регион с развивающимся машиностроением.

Большая часть Предкамья, Предволжье и Западное Закамье – это аграрные районы.

В 2000 г. общее количество предприятий в Татарстане, отчитавшихся по форме № 2-тп (воздух) составило 577 вместо 335 в 1999 г. В связи с этим выбросы загрязняющих веществ в атмосферный воздух по РТ от 27764 стационарных источников составили 310,96 тыс. т против 276,1 от 23822 источников в 1999 г. Увеличение выбросов на 34,86 тыс. т, в том числе оксида углерода – на 5,73 тыс. т; диоксида серы – на 1,54; углеводородов – на 18,2 и взвешенных – на 8,51 тыс. т, объясняется ростом объемов производства на предприятиях машиностроительного комплекса (ОАО "КАМАЗ", ПО "Завод им. Серго", ПО "Завод им. Горького"), химического и нефтехимического комплексов (ОАО

"Нижнекамскнефтехим", ОАО "Казань-оргсинтез", ОАО "Нижнекамскшина"), а также на предприятиях строительного и теплоэнергетического комплексов.

Наибольший вклад в общий выброс загрязняющих веществ в атмосферу вносили предприятия топливной промышленности – 32,56 %; теплоэнергетического комплекса – 29,62 %; химии и нефтехимии – 23,67 %. Вклад предприятий машиностроительной, строительной и пищевой отраслей составлял 3,93; 3,96; 2,35 %, соответственно. Процент улова загрязняющих веществ в целом по РТ составлял 43,8 % (Гос. доклад о состоянии окруж. природ. среды РТ, 2001).

Основными веществами, загрязняющими атмосферный воздух, являлись углеводороды, включая летучие органические соединения (ЛОС) – 130,415 тыс. т; оксиды азота – 54,127; диоксид серы – 52,54; оксид углерода – 51,628; взвешенные вещества – 18,209. Доля загрязняющих веществ в валовых выбросах в атмосферу РТ в 2000 году выглядела следующим образом: углеводороды с учетом ЛОС – 42; оксиды азота – 17; диоксид серы – 17; оксид углерода – 17; твердые – 6; прочие – 1 % (Гос. доклад о состоянии окруж. природ. среды РТ, 2001).

По данным Центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды РТ, уровень загрязнения атмосферного воздуха в г. Казани в 2000 г. по большинству ингредиентов был ниже среднего по России. Комплексный индекс загрязнения атмосферы (КИЗА₅) по г. Казани в 2000 г. составлял 4,95 против 4,66 в 1999 году. В г. Набережные Челны в 2000 г. КИЗА₅ составлял 9,32 (в 1999 г. – 10,96), что выше среднего уровня загрязнения по России. Уровень загрязнения атмосферного воздуха г. Нижнекамска в 2000 г. был ниже среднего годового уровня загрязнения по России. Распределение воздушных эмиссий в республике по крупным промышленным центрам представлено в табл. 2.1.

Таблица 2.1.

Динамика выбросов вредных веществ в атмосферу по крупным промышленным центрам РТ, тыс. т / год (по данным Мин.охраны окруж. прир. среды, 2001)

Города	1996	1997	1998	1999	2000
Республика Татарстан, в том числе:	Всего				
	604,9	521,12	562,68	483,9	525,36
Казань	86,8	73,96	68,3	83,9	89,2
Набережные Челны	143,4	142,8	154,5	110,0	101,0
Нижнекамск	121,6	111,37	141,0	120,0	121,1
Заинск	32,8	29,26	32,1	22,1	23,9
Альметьевск	35,5	36,4	32,7	33,8	34,5
Зеленодольск	5,6	6,74	5,8	6,6	7,4
Бугульма	12,7	11,47	10,4	10,7	11,5
Чистополь	5,2	5,17	6,1	6,2	5,9
Республика Татарстан, в том числе:	Промышленность				
	321,4	284,4	310,5	276,1	310,96
Казань	36,7	33,0	30,7	35,0	36,2
Набережные Челны	35,3	26,5	35,1	27,7	28,6
Нижнекамск	106,7	96,6	125,6	100,5	96,7
Заинск	29,3	24,9	27,1	17,2	16,9
Альметьевск	11,4	10,0	9,1	9,4	9,8
Зеленодольск	2,5	2,4	2,6	3,1	3,2
Бугульма	3,9	3,2	2,7	3,2	2,7
Чистополь	1,6	1,6	1,5	1,5	1,4
Республика Татарстан, в том числе:	Автотранспорт				
	283,5	236,7	252,2	207,8	214,4
Казань	50,1	40,9	37,6	48,9	53,0
Набережные Челны	108,1	116,2	119,4	82,3	72,4
Нижнекамск	14,9	14,7	15,4	19,5	24,4
Заинск	3,5	4,2	5,0	4,9	7,0
Альметьевск	24,1	26,4	23,6	24,4	24,7
Зеленодольск	3,0	4,3	3,2	3,5	4,2
Бугульма	8,8	8,2	7,7	7,5	8,8
Чистополь	3,6	3,5	4,6	4,7	4,5

Наихудшее качество атмосферного воздуха (очень высокое загрязнение) отмечено в Ютазинском районе, в зоне влияния выбросов Урусинской ГРЭС и других предприятий региона, а также обусловлено плохими метеорологическими условиями их рассеивания. Высокое загрязнение атмосферного воздуха в Тукаевском, Нижнекамском, Заинском и Лениногорском районах обусловлено объемами выбросов вредных веществ, поступающих в воздушный бассейн от источников промышленных предприятий, и неблагоприятными метеоусловия-

ми их рассеивания, а на востоке РТ (Актанышский, Муслюмовский, Азнакаевский районы) плохими метеорологическими условиями и наличием большого количества низких источников выбросов. Неблагоприятные метеоусловия обуславливают повышенное загрязнение атмосферного воздуха в западной части Актанышского, Муслюмовского, в восточной части Лаишевского и Бугульминского, на большей части Пестречинского, Алексеевского, Альметьевского, Тукаевского, Нижнекамского и Заинского районов, а также почти полностью в Новошешминском, Черемшанском и Лениногорском районах.

Загрязнение атмосферного воздуха на большей части территории РТ характеризуется как низкое. Наиболее загрязненным остается атмосферный воздух на востоке РТ (Гос. доклад о состоянии окруж. природ. среды РТ, 2001).

2.2. Промышленность и эмиссии в воздушный бассейн Северо-восточного региона РТ (по данным Министерства охраны окружающей среды и природных ресурсов РТ, 2001 г.)

Северо-восточный экономический район РТ включает Прикамский и Закамский регионы. Район по экономическому потенциалу занимает второе место после северо-западного. Для 50 % административных районов северо-востока (Заинский, Менделеевский, Нижнекамский, Сармановский, Тукаевский) характерно тревожное состояние экологической обстановки; в Елабужском и Муслюмовском районах оно напряженное; в то же время Агрызский, Актанышский и Мензелинский районы не требуют проведения специальных природоохранных мероприятий (Петров и др., 1997).

2.2.1. Прикамский регион

На территории Прикамского региона функционирует 2805 промышленных и сельскохозяйственных предприятий. Основными направлениями региона являются: машиностроение – ПК ОАО «КамАЗ» (общий объем продукции около 50 % от всех предприятий территории), НПО «Татэлектромаш», АО «ЕлАЗ»,

СП «Менде-Росси»; топливно-энергетическое – Нижнекамская ГЭС и Набережночелнинская ТЭЦ; стройиндустрия – набережночелнинские предприятия РБЗ, КПД, ЗЯБ, КСМ; химическая промышленность – химзавод им. Л. Я. Карпова, Новоменделеевский химзавод; нефтяная промышленность – подразделения АО «Татнефть».

Объем выбросов загрязняющих веществ в атмосферный воздух от стационарных источников в 2000 г. в регионе составил 40,88 тыс. т против 38,257 тыс. т в 1999 г. (табл. 2.2.). Большая часть валовых выбросов вредных веществ приходится на г. Наб.Челны и районы, где сосредоточен основной промышленный потенциал Прикамского региона.

Значительный вклад в загрязнение воздушного бассейна Прикамской территории вносят предприятия теплоэнергетики. В 2000 г. последними выброшено в атмосферу 20,253 тыс. т загрязняющих веществ, что на 552 т меньше, чем в 1999 г. Наиболее крупным источником загрязнения атмосферного воздуха в Прикамском регионе является Набережночелнинская ТЭЦ, которая дает 83,8 % выбросов от всех предприятий теплоэнергетики.

В течение 2000 г. было зафиксировано 322 случая превышения ПДК:

- по сероводороду – 17;
- по аммиаку – 4;
- по диоксиду азота – 262;
- по фенолу – 32;
- по формальдегиду – 7.

Среднегодовая концентрация пыли на протяжении 5 лет уменьшилась с 0,21 (1,4 ПДК) до 0,142 мг / м³ (0,95 ПДК).

Машиностроительный комплекс

Машиностроительный комплекс представлен двумя предприятиями автомобильного машиностроения и одним электрохимической промышленности (ОАО «КамАЗ», АО «ЕлАЗ», НПО «Татэлектромаш»). Предприятия расположены в г. Наб. Челны и г. Елабуга.

Таблица 2.2.

Количество источников и объемы выбросов, поступающих в атмосферу от промышленных предприятий основных отраслей в Прикамском регионе (по данным Мин.охраны окр. прир. среды, 2001)

Промышленные комплексы	Количество источников выбросов вредных веществ, ед.					Объемы выбросов, тыс. т				
	1996	1997	1998	1999	2000	1996	1997	1998	1999	2000
г. Набережные Челны										

Всего по городу	3930	3692	3380	3751	3812	35,35	26,573	35,128	27,744	28,585
Топливный	96	96	119	127	127	0,25	0,151	0,273	0,256	0,168
Теплоэнергетический	41	41	77	77	131	22,26	15,960	30,076	19,283	18,741
Машиностроительный	2499	2435	2014	2014	2012	9,65	7,407	2,640	5,752	7,450
Строительный	617	539	622	740	680	1,5	1,452	1,287	1,156	1,129
Прочие	677	581	548	793	862	1,69	1,603	0,852	1,297	1,097
Прикамский регион										
Всего	4333	4633	4575	5153	5100	45,092	36,189	44,807	38,257	40,88
Топливный	187	306	326	337	365	5,165	5,123	4,809	5,59	7,541
Теплоэнергетический	91	82	115	127	188	24,282	17,641	31,773	20,805	20,253
Химич-й и нефтехимич-й	60	68	68	68	68	0,158	0,4	0,294	0,46	0,793
Машиностроительный	2502	2447	2059	2105	2160	9,804	7,536	2,754	5,914	7,45
Строительный	664	601	712	839	798	1,692	1,998	1,974	2,131	1,129
Прочие	829	1129	1295	1677	1718	3,991	3,458	3,203	3,357	2,79

Основными вредными веществами, загрязняющими атмосферу, являются оксид углерода, пары масел, сольвент, оксиды железа, металлическая и абразивная пыль, пары различных кислот, ЛОС и др. Общий валовой выброс в атмосферу в 2000 г. составил 7,45 тыс. т.

Строительный комплекс

Влияние предприятий данного комплекса на воздушный бассейн определяется значительной эмиссией твердых и в меньшей степени газообразных веществ при производстве кирпича, железобетонных изделий и выработке асфальтобетона. В состав комплекса входят 27 предприятий. Общий объем выбросов вредных веществ в атмосферу в 2000 г. составил 1,129 тыс. т.

Топливный комплекс

Представлен пятью предприятиями, основными из которых является НГДУ «Прикамнефть». Валовой выброс загрязняющих веществ в 2000 г. составил 7,541 тыс. т. Основными специфическими загрязнителями атмосферного воздуха являются предельные углеводороды, сероводород.

Теплоэнергетический комплекс

Значительный вклад в загрязнение воздушного бассейна Прикамского региона вносят предприятия теплоэнергетики. Наиболее крупный источник загрязнения атмосферного воздуха – трубы ТЭЦ, на долю которых приходилось 78,8 % выбросов, поступающих в атмосферу от предприятий теплоэнергетики. Вклад в суммарный выброс загрязняющих веществ в воздушный бассейн региона составлял 20,253 тыс. т, среди которых основными специфическими веществами являлись: ЛОС, диоксид серы, диоксида азота, оксида углерода, предельные углеводороды, сажа, зола и пятиокись ванадия.

Транспортный комплекс

Вредные вещества, поступающие с отработавшими газами автомобилей, локализуются в приземном слое атмосферы и оказывают непосредственное воздействие на живые организмы. Общий валовой выброс вредных веществ в 2000 г. от автотранспортных средств составил 107,871 тыс. т (72,6 % от общего объема выбросов). В г. Наб. Челны доля выбросов от автотранспорта составила 71,7 % от суммарного валового выброса.

2.2.2. Закамский регион

В Закамском регионе насчитывается более 4000 источников выбросов вредных веществ в атмосферу, в том числе в г. Нижнекамске – 3358, г. Заинске – 695, р.п. Сарманово – 146. Выбросы от стационарных источников в воздушный бассейн в 2000 г., по данным госстатотчетности 2-тп (воздух), составили 122,622 тыс. т вредных веществ, что на 4,431 тыс. т больше, чем в предыдущем. Доля выбросов основных загрязняющих веществ в валовых выбросах стационарных источников в 2000 г. составляла (%): диоксид серы – 23,12; оксид углерода – 6,55; оксид азота – 22,53; углеводороды (без ЛОС) – 18,28; ЛОС – 26,68; твердые – 1,67; прочие – 1,17.

Основное негативное влияние на состояние природной среды Закамского региона оказывают ОАО "Нижнекамскнефтехим", ТЭЦ-1, ТЭЦ-2, Нижнекам-

ский филиал ООО "Татнефть-НК", ОАО "Нижнекамсктехуглерод", ОАО "Нижнекамскшина" (табл. 2.3.). Доля выбросов этих предприятий в суммарных выбросах стационарных источников города составила в 2000 г. 98,38 % (в 1999 г. – 97,84 %) и 77,55 % в суммарных выбросах в атмосферу Закамского региона (в 1999 г. – 83,33 %).

Таблица 2.3.

Основные эмиссии в атмосферу по предприятиям г. Нижнекамска
(валовой выброс в атмосферу, тыс. т, по данным
Мин.охраны окруж. прир. среды, 2001)

Предприятия	1996 г.	1997 г.	1998 г.	1999 г.	2000 г.
ОАО «Нижнекамскнефтехим»	52,15	56,36	48,58	46,42	49,20
ОАО «Нижнекамскшина»	2,28	2,22	2,07	2,04	2,17
ОАО «Нижнекамсктехуглерод»	4,72	2,78	2,45	3,05	1,17
Филиал ООО "Татнефть-НК"	–	–	6,37	8,09	7,01

С отходящими газами производств данных предприятий в атмосферу выбрасываются диоксид серы, оксид углерода, оксиды азота, технический углерод, бензин, формальдегид, пыль органическая, пыль неорганическая, углеводороды, сероводород, бензол, толуол. ОАО «Нижнекамскнефтехим» – приоритетный источник выбросов в атмосферу углеводородов и ЛОС. ТЭЦ является основным источником выбросов в атмосферу оксидов азота и диоксида серы, выбросы которых в 2000 г. соответственно 89,5 % и 81,4 %.

В течение 1997 г. в воздушный бассейн г. Заинска от стационарных источников выброшено 24,998 тыс. т вредных веществ. Основной вклад в загрязнение атмосферы вносят (тыс. т) предприятия, указанные в таблицах 2.4. и 2.5.

Наиболее загрязненными районами Закамского региона являются Заинский и Нижнекамский, где на одного жителя в 2000 году приходилось соответственно 402,7 кг и 460,3 кг вредных веществ, по Сармановскому – 142,9 кг.

Из 4922 проб атмосферного воздуха, проанализированных в 2000 г. санитарно-промышленной лабораторией ОАО "Нижнекамскнефтехим", ЦГНСЭН г. Нижнекамска, Набережно-Челнинским ОКЛМС УГМС РТ, превышения ПДК имели: в г. Наб.Челны – 185 случаев, в том числе по двуокиси азота – 181, серо-

водороду – 14; в г. Нижнекамск – 73 случая, в том числе по диоксиду серы – 8, сероводороду – 12, оксиду углерода – 5, оксидам азота – 5, аммиаку – 21, фенолу – 4, формальдегиду – 10, озону – 8.

Таблица 2.4.

Сведения об источниках и объемах выбросов, поступивших в атмосферу Закамского региона (по данным Мин.охраны окруж. прир. среды, 2001)

Промышленные комплексы	Количество источников Выбросов вредных веществ, ед.				Объем выбросов, тыс. т / год			
	1997	1998	1999	2000	1997	1998	1999	2000
Топливный	52	52	144	339	0,05	0,08	0,09	8,267
Теплоэнергетический	128	128	140	140	56,6	90,2	54,6	50,98
Химич-й и нефтехим-й	1800	1808	1326	1360	61,4	59,6	59,9	59,88
Машиностроительный	152	152	152	152	0,88	0,63	0,68	0,642
Строительный	423	375	380	465	0,96	0,72	0,88	0,824
Пищевой	51	138	145	151	0,72	0,56	0,67	0,754
Транспорт и связь	111	141	135	135	0,07	0,06	0,06	0,064
Лесной и деревообработ-й	34	34	26	26	0,01	0,01	0	0,003
Прочие	534	593	443	545	1,18	1,13	1,12	1,207
Итого:	3285	3421	2891	3313	122	153	118	122,6

Таблица 2.5.

Основные эмиссии в атмосферу по предприятиям г. Заинска (валовой выброс в атмосферу, тыс. т, по данным Мин.охраны окруж. прир. среды, 2001)

Предприятия	1996 г.	1997 г.	1998 г.	1999 г.	2000 г.
Заинская ГРЭС	27,89	23,30	25,707	15,714	15,314
АОЗТ «КамАЗ – Автоагрегат»	0,56	0,87	0,619	0,674	0,635
АО «Заинский сахарный завод»	0,54	0,55	0,442	0,507	0,585
Заинский ПСК	0,13	0,11	0,116	0,128	0,145

Существенное влияние на состояние воздушного бассейна оказывают и выбросы вредных веществ с отработанными газами автомобилей. Общий валовой выброс от автотранспортных средств в 2000 г. составил 33,57 тыс. т, т.е. 7,4 % от общего объема выбросов в Закамском регионе.

2.3. Природно-хозяйственная характеристика Северо-восточного региона РТ

В состав **Прикамского региона** входят 7 административных районов: Агрызский, Актанышский, Елабужский, Мамадышский, Менделеевский, Мензелинский, Тукаевский. Территория Прикамского региона находится в Восточном Предкамье и Восточном Закамье орографических и естественно-исторических регионов на право- и левобережья Нижнекамского водохранилища. Рельеф в основном равнинный. В Восточное Предкамье с севера из Удмуртии заходят южные окончания Можгинской и Сарапульской возвышенностей.

Общая площадь территории – 14,2 тыс. км², что составляет 20,9 % от всей территории Республики Татарстан. В пределах Прикамского региона размещается 548 населенных пунктов, в том числе – 6 городов; проживает около 756 тыс. человек, что составляет 20 % от общереспубликанского населения, из них в городах проживает 86 % и 14 % – в сельских населенных пунктах.

Основные массивы лесов расположены в бассейне р. Вятка с преобладанием хвойных пород. В Восточном Закамье древостойная растительность скудна, с преобладанием лиственных пород деревьев. Средняя лесистость составляет 17,4 %. В Прикамском регионе наблюдается увеличение площади мягколиственных насаждений, которое происходит за счет трансформации твердолиственных и зарастания вырубок хвойных пород. Местами наблюдается усыхание еловых и пихтовых древостоев.

Восточное Предкамье расположено в лесной зоне, в которой преобладают дерново-подзолистые почвы. Восточное Закамье – в лесостепной зоне, с преоб-

ладанием черноземных и серых лесных почв. Основные массивы лесов, где преобладают хвойные породы, расположены в бассейне р. Вятка. В Восточном Закамье древостойная растительность скудна, преобладают лиственные породы деревьев.

На территории Прикамского территориального управления Минприроды РТ лесопокрытая площадь по лесхозам, совхозам, колхозным лесам, лесопаркам, паркам, зеленым насаждениям городских территорий составляет 211,09 тыс. га и распределена следующим образом: Мензелинский лесхоз – 45,936; Елабужский лесхоз – 25,958; Государственный Природный Национальный Парк "Нижняя Кама" – 26,551; Камский лесхоз – 20,500; Мамадышский лесхоз – 46,800; Агрызский лесхоз – 45,346. Средняя лесистость по Прикамской территории – 17,0 %.

В сосновых насаждениях доля с подростом достигает 19 %, в березовых – 11 %, на вырубках остальных пород имеющийся подрост не обеспечивает качественного восстановления леса. В молодняках в возрасте до 20 лет происходит постепенное сокращение доли хвойных пород. Основными лесообразующими породами являются осина, береза, липа и другие твердолиственные и мягколиственные породы, на долю которых приходится 55 % лесопокрытой площади лесхоза. На территории региона отмечено уменьшение площади дубрав и местами наблюдается начавшееся усыхание еловых, пихтовых древостоев, вызванное, вероятно, повреждением кислотными атмосферными осадками. Многие леса подвержены массовым усыханиям, нападкам непарного шелкопряда, листоверткой, грибковой болезни корневой губки, а также вследствие подъема грунтовых вод в результате строительства Куйбышевской ГЭС и Нижнекамской плотины. Можно сделать вывод, что экологическое состояние лесов Прикамской территории постепенно ухудшается.

Разнообразие животного мира Прикамского региона определяется расположением его на границе двух ландшафтных зон, а также наличием большого количества водоемов. На территории региона обитает 16 охотничье-

промысловых видов млекопитающих. Ряд млекопитающих и птиц занесен в Красную книгу РТ: медведь бурый, байбак европейский (сурок), горностай, орлан - белохвост, могильник, журавль серый, ремез обыкновенный.

Гидрографическая сеть территории представлена обильно и включает 2 водохранилища – Куйбышевское и Нижнекамское – с их крупными притоками: рр. Белая, Ик, Иж, Вятка, Степной Зай, Мензеля, Шильна, Челнинка, Мелекес, Сюнь, Тойма, Умяк.

Территория характеризуется умеренно-континентальным климатом с теплым летом и умеренно холодной зимой. Самый холодный месяц по многолетним наблюдениям – январь, самый теплый – июль. Годовое количество осадков, по данным метеопоста г. Елабуга, в 1997 г. составило 527 мм, в 1999 году – 566 мм. Розы ветров по данным Елабужского метеопоста за 1999 год приведены на рис. 2.1. и по данным УГМС РТ за 2000 год – на рис. 2.2.

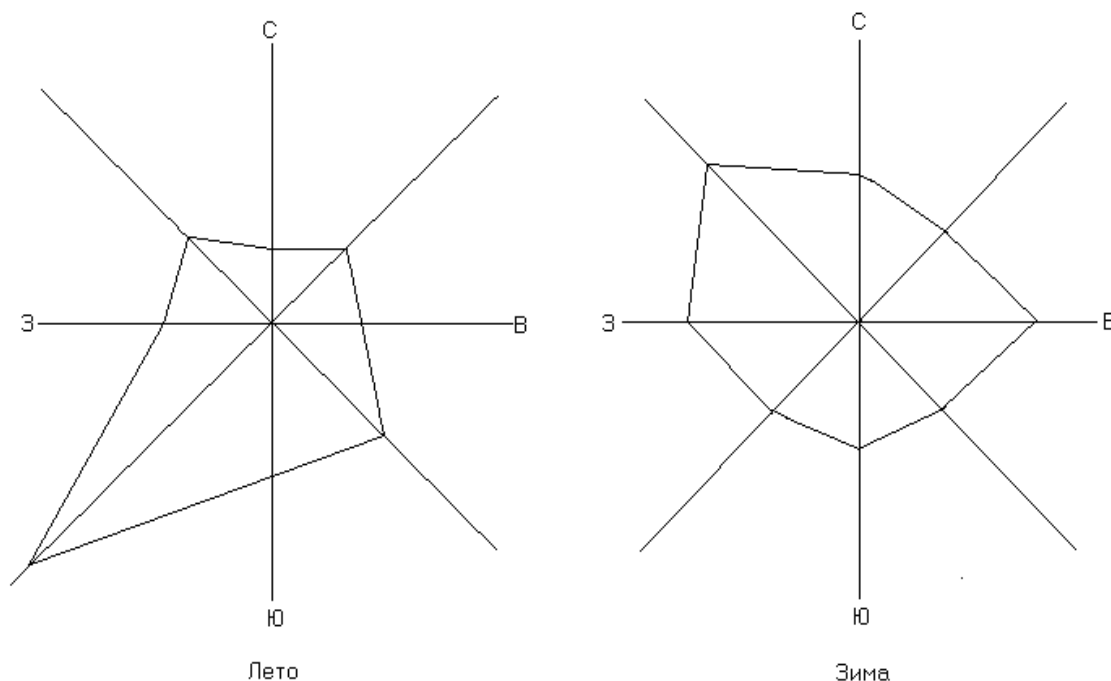


Рис. 2.1. Роза ветров в Прикамском регионе
(по данным Елабужского метеопоста за 1999 год, в %)

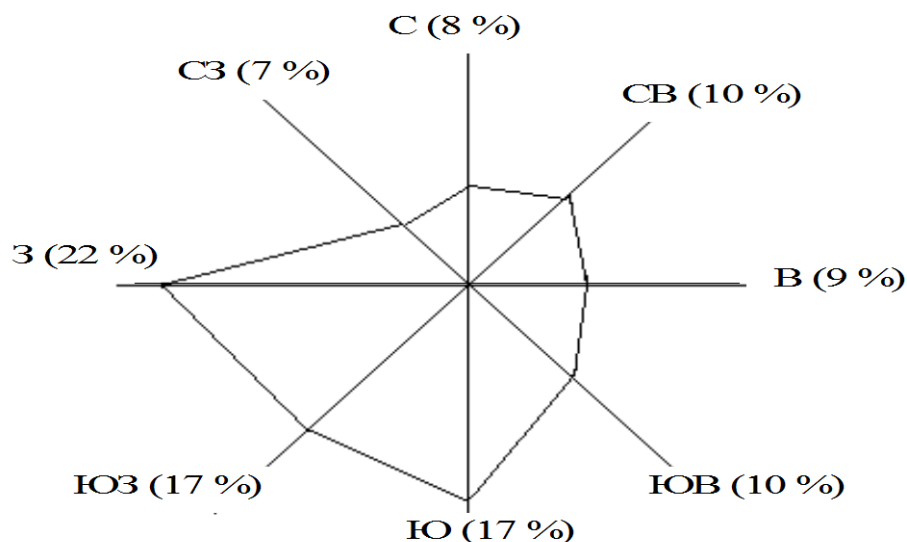


Рис.2.2. Среднегодовая роза ветров за 2000 год в Прикамском районе (По данным УГМС РТ, 2000)

2.4. Краткая характеристика природно-ландшафтных комплексов района исследования

Опытные участки №№ 4, 5, 7 (Белоусское лесничество, Тукаевский р-н)

Белоусское лесничество располагается на левом берегу р. Кама, к северу от г. Наб. Челны, начинаясь в километре от окраины города. Лесной массив простирается с севера на юг на 9 км, с запада на восток – на 22 км. Его площадь составляет 12715 га (Тостогужева, Басов, 1997). Он представляет собой единственный в Татарстане лесной массив, где ель и пихта образуют свои естественные насаждения в непосредственном соседстве с лесостепью.

Характерная черта этого леса – участие в древостое и подлеске сосняков ели и пихты, дуба и липы. Велико разнообразие сосняков: боры зеленомошники с черникой, брусникой, костяникой; сложные боры с травостоем, характерным для широколиственных лесов. Это обусловлено тем, что здесь материнскими породами служат песчаники и суглинки. Пихта и дуб исчезают там, где леса занимают более бедные субстраты глубоких песчаных отложений, что в основном наблюдается в западной части массива. При уменьшении песчаной толщи с

выходом на поверхность суглинков и глин сосна вытесняется лиственными породами при сохранении в составе пихты. Здесь формируются пихтарники сложные (Толстогузова, Басов, 1997).

Памятник природы Кзыл-Тау составляет центральный массив леса (кв. 28, 29, 48, 69-71, 96-98, 112-115) площадью 1338 га. Эти кварталы занимают более пониженную часть лесничества. Пихтовые леса памятника Кзыл-Тау сводятся в три группы: леса кустарниково-кислично-зеленомошные и сложные – липовые и лещиновые. В лесах первой группы пихта входит в состав сорняков как компонент второго яруса; в двух остальных она является ведущей породой, формируя смешанные леса с дубом и липой (Толстогузова, Басов, 1997).

Состояние пихтарников неудовлетворительное. В последние годы много пихт гибнет вследствие поднятия грунтовых вод, в результате повышения уровня Нижнекамского водохранилища. Нижнекамское водохранилище эксплуатируется с 1979 года с наполнением до промежуточной отметки НПУ – 62,00 м (проектная отметка НПУ – 68,00 м). Нижнекамский гидроузел располагается на р. Кама, примерно в 75 км от устья р. Вятка, у г. Наб. Челны. Минимальный уровень на Нижнекамском водохранилище отмечался в январе и составлял 62,12 м БС, максимальный – 63,65 м и держался в 2000 году с конца мая до конца июня (Гос. докл. о сост. окруж. прир. среды РТ, 2002).

Опытный участок № 8 (Тукаевский р-н)

Участок располагался в 15 км в северо-восточном направлении от г. Наб. Челны, у небольшого лесного массива, поблизости д. Кырпыш. Эта территория находится в 1 км от левобережья Нижнекамского водохранилища и с южной стороны, в 4 км от береговой линии р. Шильна.

Лесной массив, подступающий к урезу воды, подлежит затоплению согласно проектным мощностям Нижнекамского гидроузла (Гос. докл. о сост. окр. прир. среды РТ, 2001). Береговая линия представляет собой возвышенную террасу с максимальной высотой в районе опытного участка 206 м БС. Протяженность лесного массива с севера на юг –, примерно, 3 км, с запада на восток

– 2 км. Лес смешанный с преобладанием дуба, липы и сосны. Почвы в лесу преобладают серые лесные.

Опытные участки №№ 9, 10, 11, 12 (Тукаевский р-н)

В восточном направлении от г. Наб. Челны, в области указанных опытных участков, местность возвышается до отметки 247 м БС и характеризуется наличием небольших островных лесных массивов, максимальной протяженностью до 10 км. Участок № 9 находился на местности, лишенной лесистости, с негустой кустарниковой растительностью, возле д. Старые Гардали, расположенной на низинной террасе. Участок № 10 располагался у небольшого лесного массива, протяженностью в 3 км, на окраине д. Новый Гардали. Лесок широколиственный. Участок № 11 был расположен на опушке широколиственного лесного массива, протяженностью до 4 км, за указанным выше населенным пунктом, в наивысшей здесь возвышенности. На востоке, в 1 км от леса берет начало р. Тиргауш, впадающая в 18 км в Нижнекамское водохранилище.

В 15 км, от г. Наб. Челны, на восточном направлении, на опушке леса, протяженностью с севера на юг до 10 км, и с запада на восток – до 7 км, находился участок № 12. В этом лесном массиве находится исток р. Мензеля. Здесь расположен населенный пункт – д. Бахча Сарсу. Местность возвышенная с небольшим уклоном на восток. Лес широколиственный – дубравно-липовый с примесью клена канадского.

Опытные участки №№ 2 и 3 (Тукаевский р-н)

Данные участки располагались на расстояниях в 1 и 5 км, в юго-западном направлении от г. Наб. Челны. Здесь территории лишены лесистости, имеется лишь небольшая кустарниковая поросль. Участок № 3 находился возле населенного пункта Круглое Поле, на территории, примыкающей к обрывистому оврагу глубиной до 4 м.

Контрольный участок – д. Бессониха (Елабужский р-н)

Территория расположена на левобережье, в пойме р. Вятка, в 12 км от места впадения ее в р. Кама. Участки находились поблизости от д. Бессониха. До

береговой линии р. Вятка протекает две небольшие речки Обиняк и Анзирка. Местность характеризуется наличием различных биотопов, но ландшафтообразующими являются пойменные луга. На данной территории густо представлена сеть озер, стариц, протоков, болот, находящихся в низменной пойме, которые во время весенних паводков полностью заливаются. При этом уровень воды на пойменных лугах во время паводков поднимается в некоторых местах до 2 м выше горизонта почвы. Здесь преобладают зернисто-пойменные почвы. В низинных поймах располагаются лесные островки с преобладанием дуба, осины, вяза; второй ярус образуют ивняки и молодые осинники; на лугах господствуют осоковые.

Выше по террасе расположена высокая пойма, не заливаемая водой во время паводков. Здесь между лесистыми островками простираются разнотравные луга, нередко трансформированные выпасом скота и сенокосами, где образующими видами являются тонконог, мятлик узколистый, бобовые (клевер горный, астрагал, чина клубненосная), кровохлебка кровавая и мн. др. На неудобьях, лесных полянах, опушках, вдоль лесных дорог произрастают зонтичные (Миронов, 1998). Лесообразующими породами являются дуб, липа, осина, клен канадский, вяз. Почвы серые лесные.

Высокие пойменные разнотравные луга упираются в материковый берег – верхнюю террасу, некогда бывшую береговую линию прежнего русла р. Вятка. Склоны террасы нередко изрежены глубокими оврагами, логами, и мелкими оврагами, образующими гривы. На склонах находятся верховые луга и лесополосы искусственного происхождения. Луга сенокосные и разнотравье здесь антропогенного происхождения: типчак, мятлик узколистый, полевица обыкновенная, овсяница красная, нередко ковыли, клевер (ползучий, горный, луговой), тысячелистник обыкновенный, подорожник средний и большой, одуванчик лекарственный, чина клубневидная, василистник малый, синеголовник, колокольчик, васильки и мн. др. (Миронов, 1998). Сбор полевого материала осуществлялся на верховых лугах.

Лесополоса образована сосной, где местами встречаются сгущения лиственных пород, преобладающими из которых являются липа и вяз; встречается черемуха. Подлесок образован локальными сгущениями из осинников, акации и канадского клена. Почвы дерново-подзолистые, местами с выходом на поверхность песчаников.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Морфологический подход в изучении различных популяций модельных объектов

Изменения в окружающей среде, происходящие под влиянием антропогенных причин, становятся специальным объектом исследований с самых разных точек зрения. Огромное значение приобретает наблюдение за состоянием популяций различных видов животных и растительных организмов в связи с проблемой качества окружающей человека природной среды. В этих случаях возникает необходимость мониторинга за биологическими объектами – биомониторинга.

При изучении природных популяций возникает возможность достаточно точного определения уровня изменчивости. Учет изменчивости может производиться с определением дисперсии и коэффициентов вариации, степени асимметрии кривой распределения отдельных количественных признаков, а также по среднему числу фенотипических отклонений (нарушений) на особь.

Преимуществом описанных методов биомониторинга является возможность обнаружения даже незначительных изменений состояния популяции, еще не связанных с существенными нарушениями в жизнеспособности организмов.

Важный метод популяционной морфологии – метод морфологических профилей (Яблоков, 1987). При сравнении разных групп особей по одним и тем же признакам сопоставляются не абсолютные значения признаков (которые могут сильно варьировать), а относительные значения среднего квадратического отклонения, отнесенные к значениям какой-то эталонной популяции. Этот метод в разных модификациях успешно используется для наглядного графического определения фенотипического сходства разных групп особей.

Не все признаки, на которые опирается традиционная морфология, могут использоваться в популяционной морфологии. Для морфологических исследований не пригодны мономорфные признаки, инвариантные на видовом уровне.

Инвариантные признаки свидетельствуют о сильном стабилизирующем давлении отбора. Вариантные признаки, флуктуирующие вокруг среднего значения параметра, свидетельствуют о слабом давлении отбора и сильном давлении случайных факторов. Самые варианты признаки, изменяющиеся закономерно, допускают влияние на них сильного давления отбора, специально обеспечивающего повышенную изменчивость. Среди различных морфометрических параметров можно выделить те, которые находятся в каких-то особых отношениях с действующими на популяцию факторами (Яблоков, 1987).

Вероятно, что единственным определяющим фактором вариантной морфологической изменчивости изучаемых модельных объектов в зоне промышленных выбросов в атмосферу является техногенное воздействие, так как различные популяции располагаются в областях с одинаковыми географо-климатическими характеристиками. Известно, что при возрастании показателей, отражающих меру варьирования исследуемых величин (S_x) от периферии к эпицентру, возможно определяющее влияние техногенного фактора на морфологическую изменчивость популяций модельных объектов. Это выражается через измельчение их общих и частных морфометрических параметров при приближении к эпицентру эмиссий в атмосферу.

Для возможности сравнительного анализа материалов, собранных с различных территорий, виды – биоиндикаторы должны обладать определенными критериями. Вследствие большого разнообразия экологических условий становится более трудной важная задача отбора минимального числа объектов исследования, работа с которыми позволила бы производить сравнение результатов и выделение небольшого числа универсальных, статистически достоверных показателей (Исидоров, 1999). Такие показатели должны преобразоваться в числовую, графическую или иную форму, понятную лицам, ответственным за принятие решений в области охраны природной среды и в области прикладной экологии.

При использовании насекомых для биоиндикационных целей В.П. Приставко (1984) рекомендует на начальном этапе ориентироваться на хорошо изученные группы, а отбор показательных видов проводить в соответствии с характером изменения условий обитания и типом приспособления вида к условиям среды.

Насекомые как объект биоиндикации имеют ряд преимуществ, по сравнению с другими группами животных. При выборе видов в качестве модельных объектов в зависимости от целей исследования необходимо учитывать следующие характеристики: масса тела, агрегационные тенденции, способность к миграциям, размер территории, экологическая пластичность, период развития, степень таксономической изученности группы, простота коллектирования. В то же время своеобразие жизненных циклов, разные типы питания личинок и имаго требуют глубоко продуманного подхода к отбору насекомых для целей биоиндикации (Krivosheina, 1991).

Требования, предъявляемые к биоиндикаторам, сводятся к следующим критериям (Исидоров, 1999; Степанов и др., 1987): 1) широкий ареал, 2) эври-топность, 3) оседлость, 4) антисинантропность, 5) индикационная пластичность вида, 6) достаточная масса пробы, 7) простота добычи и учета, 8) изученность видов и внутривидовых таксонов.

Приведенными выше критериями обладает вид насекомого, использованный нами в работе в качестве биоиндикатора.

1. Ареал бронзовки рябой (*Oxythyrea funesta* (Poda.)) простирается от западной Европы и на территории России до западной Сибири (см. 1.3.).

2. Популяции бронзовки рябой приурочены к устоявшимся сукцессиям. Бронзовка рябая предпочитает открытые освещенные ландшафты: опушки, перелески, разреженные леса, кустарниковые заросли; иногда залетает на болота.

3. Данный вид имеет слабую миграционную способность, и для него характерны лишь небольшие перелеты, связанные с поиском пищи и мест откладки яиц в пределах данного или соседнего биотопов.

4. Используемый вид принадлежит к естественным сообществам и не связан в своем распространении с деятельностью человека, хотя может встречаться на окраинах городской зоны, на подходящих растительных ассоциациях и, садовых участках, на цветах, которыми питаются имаго. Это говорит о широкой эвритопности вида.

5. Генерация этого вида на севере ареала составляет два года, в средней полосе России – один год (Медведев, 1964; Яковлев, Ловкова, 1989). Откладка яиц начинается весной; цикл развития заканчивается осенью; выход имаго после зимовки – весной. Это оказывается удобным для морфологических исследований, так как именно в летний период происходит накопление в организме ювенильной фазы, являющейся детрито- и ризофагом, различных ксенобиотиков. Известно, что, именно корни растений накапливают в себе больше этих соединений (Ильин, 1982, 1985). Правда, получаемые данные при этом отражают прошлогоднее состояние окружающей среды.

6. Численность и биомасса вида насекомого для биоиндикации в пределах района исследований достаточно высока. При наличии подходящих условий на единицу учета (2500 м^2) встречается от 20 до 60 особей. При использовании данного вида бронзовок в качестве модельного объекта достаточной является выборка от 30 и более экземпляров с одного опытного участка.

7. Имаго бронзовок держатся на открытых ландшафтах, на цветах. Однако активными они бывают только в солнечную жаркую погоду, чаще с 9 до 15 часов (Медведев, 1964). Поэтому, особых трудностей сбор полевого материала не представляет; при этом важно только обнаружить биотоп, где они локализованы. Жуков можно собирать вручную или используя энтомологический сачок.

Данный вид бронзовок также легко поддается учету таких важных экологических показателей как численность, биомасса, распределение и т.д. В работе в качестве единицы учета жуков использовалась территория площадью $50 \times 50 \text{ м}$, на которой они собирались непосредственно с растений.

8. Используемый вид бронзовок и семейство, к которому он относится, является достаточно хорошо изученным, прежде всего в работах С.И. Медведева (1960, 1962, 1964), Н.М. Утробинной (1964). Бронзовка рябая не образует с близкими видами гибридных форм и рас, что упрощает процедуру их определения.

Используемый в работе вид как модельный объект позволяет судить лишь о состоянии одного трофического уровня консументов, а для оценки состояния экосистемы в целом необходимо изучение различных систематических групп продуцентов, различных трофических уровней консументов и редуцентов.

Ниже приводим перечень морфометрических признаков (ММП) имаго бронзовок, изученных на предмет изменчивости в условиях загрязнения среды воздушными эмиссиями (рис. 3.1).

Здесь и в дальнейшем в тексте все метрические признаки жука обозначены буквенными символами, приведенными на рисунке. Остальные признаки вычисляли как индексы (L/P), характеризующие габитус отдельных органов жука: отношение длины шва между элитрами к ширине тела в области углов элитр – Γ/A ; отношение длины элитры к ее ширине – B/V ; отношение длины птеригия к его ширине – B/V .

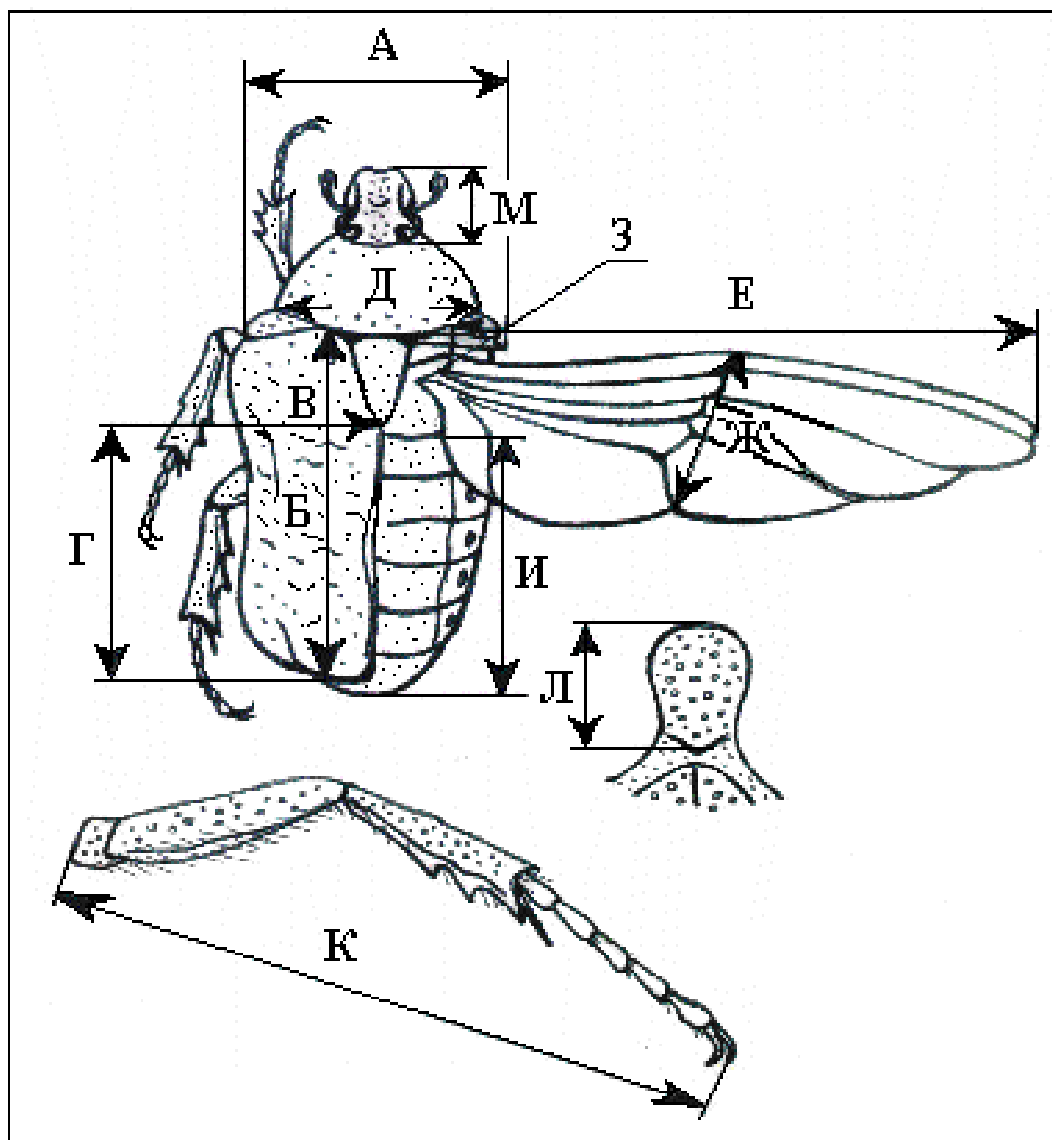


Рис. 3.1. Морфометрические признаки имаго бронзовок.

Обозначения:

- А – ширина тела в области углов элитр;
- Б – длина элитры;
- В – ширина элитры;
- Г – длина шва между элитрами;
- Д – ширина переднеспинки по вершинным углам;
- Е – длина птеригия;
- Ж – ширина птеригия в области перегиба;
- З – ширина птеригия у основания;
- И – длина абдомена;
- К – длина третьей пары конечностей;
- Л – длина отростка среднегруди;
- М – длина наличника

3.2. Материал и методы исследования

Объектом исследования являлись имаго бронзовки рябой (*Oxythyrea funesta* (Poda.)), относящейся к семейству пластинчатоусых жуков (*Scarabaeidae: Coleoptera*). Предмет исследования – изменения половой и морфометрической структур популяций бронзовок, вызванные эмиссиями промпредприятий в атмосферу.

Сбор жуков проводили вручную и методом кошения в малые вегетационные, постгенеративные периоды с 1999 по 2003 гг. в окрестностях г. Набережные Челны (рис.3.2) с последующей их реинтродукцией. Жуки отлавливались в постгенеративные периоды с последующей реинтродукцией. Единицей учета при сборе полевого материала была площадка размером 50x50 м (2500 м²). В общей сложности было проанализировано 560 особей имаго вышеуказанного вида, собранных с 10 опытных и 2 контрольных участков. Результаты работы представлялись на конференциях и публиковались в центральном журнале (Гатиатуллина и др., 2000; Леонтьев, Халидов, 2000; Леонтьев, 2002а, 2002б, 2003а, 2003б).

Кроме того, начальные этапы (1996 – 98 гг.) изучения морфологической изменчивости жуков данного семейства проводились на примере копрофагов *Aphodius fimetarius* L. (Афодий краснанадкрылый) и *Onthophagus gibbulus* Pall. (Калоед матовый), у которых изначально было изучено 54 морфометрических признака (Леонтьев, Халидов, 1998а; 1998б). Всего было изучено 153 особи *A. fimetarius* L. (с 5 опытных участков) и 50 особей *O. gibbulus* Pall. (с 3 опытных участков), собранных в окрестностях г. Нижнекамска. В качестве контрольной популяции были использованы жуки-копрофаги, обитающие в окрестностях д. Смыловка (22 км от г. Нижнекамска в юго-западном направлении). Копрофаги оказались неприемлемыми в качестве биоиндикаторов, так как они питаются полупереваренной растительной пищей, а основная доля ксенобиотиков уже адсорбирована в тканях домашних животных.

Морфометрическая изменчивость изучалась также на примере бронзовки золотистой (*Cetonia aurata* L.): явных отличий между различными популяциями, расположенными в окрестностях промышленного центра выявлено не было (Кашапова и др., 2000). Видимо, это связано с тем, что ювенильная фаза этого вида является ксилофагом. Древесные растения имеют более мощные механизмы выведения токсикантов из организма или их нейтрализации. К тому же при разложении древесины большая их часть мигрирует в почву.

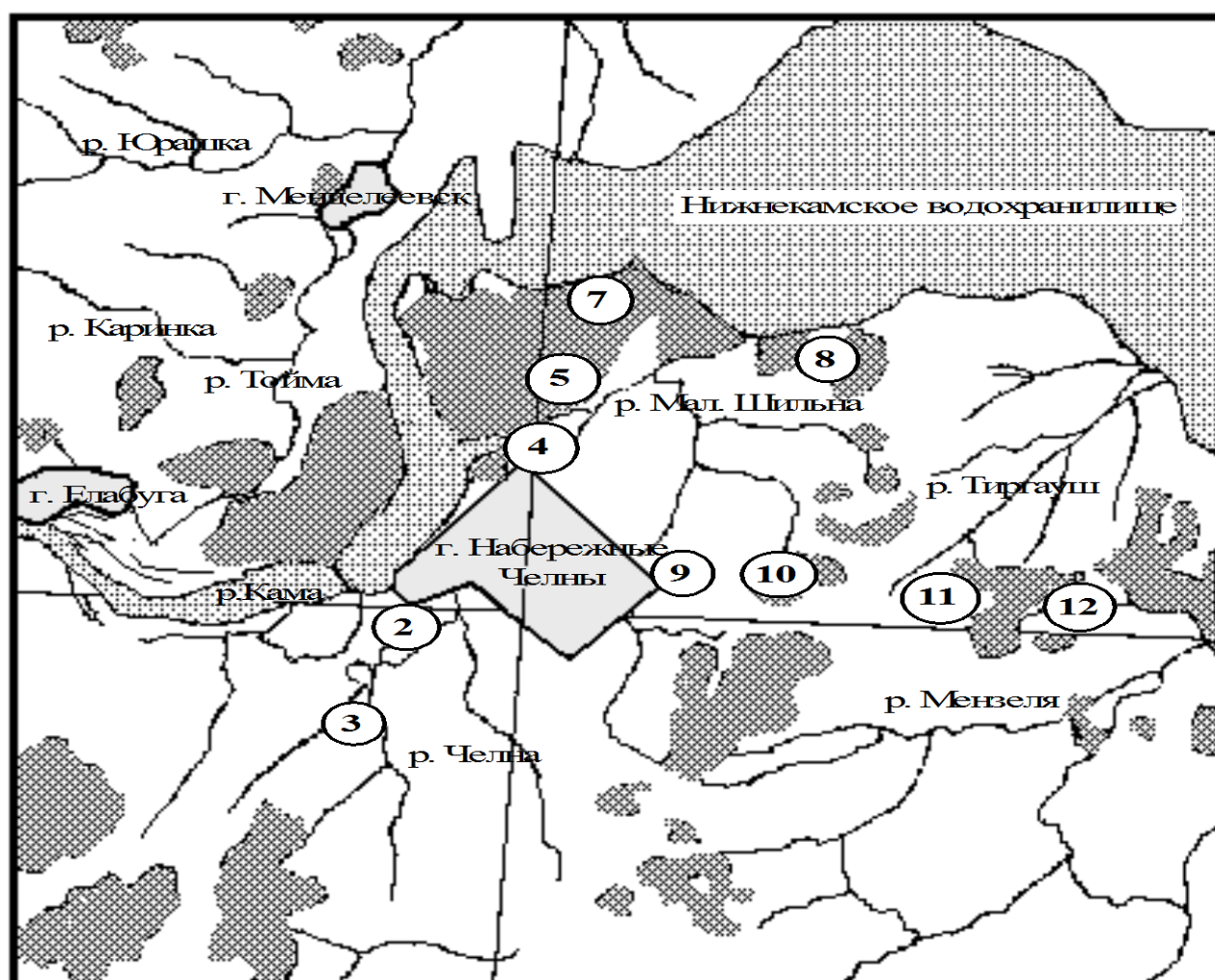





Рис.3.2. Картограмма района исследования.

Обозначения:

-  лесные массивы;
-  города;
-  опытные участки;

Масштаб: 1 : 500000

Сбор полевого материала проводился в местах локализации популяций насекомых по горизонтам света от промышленного центра, удаленных от него

на расстояния в 1, 5, 10, 15 км (рис.3.3). Центру этой схемы соответствует городская, или промышленная зона, откуда в атмосферу попадают техногенные выбросы. Участки № 0 и 1 (контроль) на картосхеме (рис. 3.2) не указаны, так как не умещаются в масштабы рисунка. Материал, собранный с участка № 6 в работе не был использован в виду малочисленной выборки.

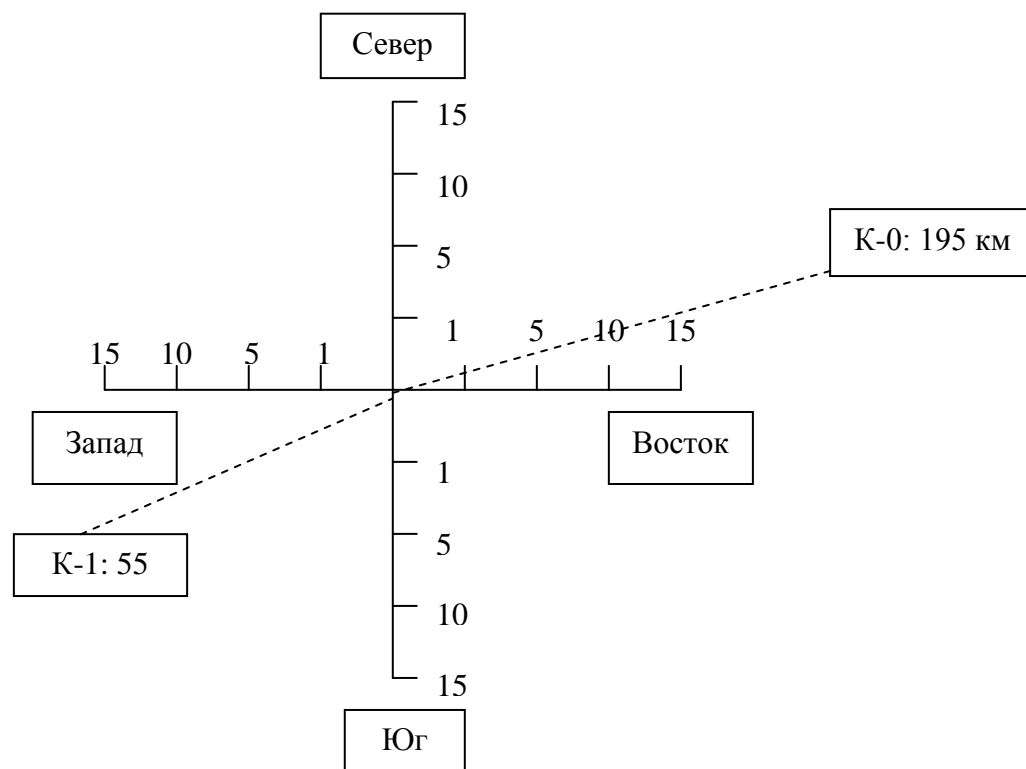


Рис. 3.3. Схема расположения опытных и контрольных участков для сбора полевого материала

Примечание: Расстояния приведены в км.

В качестве контрольных были использованы площадки, расположенные в окрестностях д. Бессониха (Елабужский район). Эта территория располагается от г. Елабуга в юго-западном направлении, на удалении в 35 км; от г. Нижнекамск – в северо-западном направлении, в 25 км; от г. Мамадыш, расположенном на правом берегу р. Вятка, – в юго-восточном направлении, в 4 км. Так как в г. Мамадыш не развиты машиностроительные и энергетические отрасли промышленности, сильно влияющие на воздушный бассейн, действием техноген-

ного фактора на контрольном участке можно пренебречь и принять популяции, локализованные здесь, за эталонные для данного района исследований.

Кроме того, сопоставление опытных популяций жуков производили с другой контрольной популяцией из окрестностей д. Алтаево (Республика Башкортостан), расположенной в 80 км от г. Нефтекамска.

Определение видовой и половой принадлежности насекомых осуществляли по определителям Б.И. Мамаева и др. (1976); Н.Н. Плавильщикова (1994); С.И. Медведева (1964). Определение некоторых кормовых растений бронзовок осуществляли по определителям Е.В. Вульфа, О.Ф. Малеевой (1969); И.А. Губанова и др. (1981); С.К. Черепанова (1995).

Полевой материал дифференцировали по половой принадлежности, проводили индивидуальный обмер жуков под бинокулярным микроскопом на предмет 12 линейных признаков (рис.3.1). Отдельные морфометрические признаки измеряли под бинокуляром МБС-9 (10) с использованием окуляр-микрометра. Определение цены деления шкалы окуляр-микрометра при разных увеличениях проводили по схеме, приведенной в таблице 3.1.

Таблица 3.1

Расчет цены деления шкалы окуляр-микрометра при различных увеличениях МБС-9 (10)

Увеличение	Цена шкалы окуляр-микрометра в мм
0,6	0,26
1	0,1
2	0,05
4	0,025
7	0,014

Методологической основой работы являлось изучение морфометрической структуры популяций бронзовок, изменчивость их по мерным признакам, а также половой структуры, оцененную в нашем случае по соотношению полов в популяциях.

Данные морфометрических замеров были подвергнуты статистической обработке с целью получения следующих показателей: \bar{X} – средняя арифметическая; C_v – коэффициент вариации; S_x – среднее квадратическое отклонение; S_x^2 – выборочная дисперсия (варианса); $S_{\bar{x}}$ – квадратическая ошибка репрезентативности средней арифметической; S_s – ошибка среднего квадратического отклонения; S_{C_v} – ошибка коэффициента вариации. Сравнительная оценка достоверности полученных результатов в работе производилась по критерию Стьюдента – T_{ST} . Для проверки H_0 -гипотезы о равенстве генеральных дисперсий ($\sigma_1^2 = \sigma_2^2$) в работе использовалось отношение выборочных дисперсий – критерий соответствия Р. Фишера – F .

Статистическая обработка данных проводилась по расчетным формулам (Лакин, 1990). Результаты обсчета и достоверности различий по статистическим параметрам представлены в Приложении работы.

Для оценки морфометрической структуры популяций бронзовки рябой был проведен многомерный анализ по комплексу признаков с вычислением трех дискриминантных функций, который позволяет изучать различия между двумя и более группами объектов по нескольким переменным одновременно. Входящая матрица включала перечень исследованных популяций по всем 12 признакам.

Работа оформлена на компьютере с использованием текстового процессора Microsoft Word 7.0 для версии Windows 98. Весь статистический материал был обработан в стандартном пакете Excel, многомерный анализ проводился в пакете "Статистика". Оформление гистограмм производилось в программе Microsoft Excel, рисунков – Adobe Photoshop 5, Corel Draw 9, Paint.

ГЛАВА 4. ПОЛОВАЯ И ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ БРОНЗОВОК

4.1. Соотношение полов в популяциях *O. funesta* (Poda.) на контрольных и опытных участках, локализованных в окрестностях г. Набережные Челны

Нами была проанализирована половая структура по соотношению полов популяций *O. funesta* (Poda.), локализованных в окрестностях крупного промышленного центра – г. Набережные Челны. При этом была выявлена тенденция увеличения в популяциях доли самцов при приближении к промышленному центру. Также прослеживается связь увеличения в популяциях численности самцов по розе ветров, определяющих основные потоки воздушных эмиссий (табл. 4.1, рис.4.1, 4.2).

Таблица 4.1

Половая структура популяций *O. funesta* (Poda.), локализованных
в окрестностях г. Набережные Челны

№ пп	Расстояние, направление, номер участка	1999		2000		Общее соотно- шение полов
		Кол-во самок и самцов	♀ : ♂	Кол-во самок и самцов	♀ : ♂	
1	1 км, Ю-Запад, № 2	19 : 24	2 : 3	–	–	2 : 3
2	1 км, Север, № 4	9 : 29	1 : 3	–	–	1 : 3
3	1 км, Восток, № 9	9 : 27	1 : 3	10 : 26	1 : 3	1 : 3
4	5 км, Ю-Запад, № 3	12 : 26	1 : 2	–	–	1 : 2
5	5 км, Север, № 5	4 : 7	2 : 5	4 : 8	1 : 2	1 : 3
6	5 км, Восток, № 10	15 : 24	2 : 3	–	–	2 : 3
7	10 км, Север, № 7	14 : 20	2 : 3	–	–	2 : 3
8	10 км, Восток, № 11	27 : 30	1 : 1	14 : 15	1 : 1	1 : 1
9	15 км, С-Восток, № 8	9 : 28	1 : 3	9 : 18	1 : 2	1 : 3
10	15 км, Восток, № 12	42 : 49	1 : 1	12 : 19	2 : 3	1 : 1
11	д. Алтаево (Башкортостан), № 1	28 : 28	1 : 1	–	–	1 : 1
12	д. Бессониha – Контроль	41 : 39	1 : 1	–	–	1 : 1
ВСЕГО		229 : 331	2 : 3	49 : 86	1 : 2	2 : 3

Как видно, по данным в табл. 4.1 в среднем на единицу учета ($S = 50 \times 50$ м) на контрольной территории было отловлено 80 особей, среди них: самок – 41, самцов – 39. На другой контрольной территории (д. Алтаево, Башкортостан) плотность составляла 54 особи / S : самок – 28, самцов – 28. Для контрольных

популяций бронзовки рябой характерно оптимально равновесное соотношение полов 1 : 1 при достаточно высокой численности особей.

На территориях, удаленных от промышленного центра на 1 и 5 км, в среднем плотность популяции была различна, но гораздо ниже, чем в контрольных, соответственно: юго-запад – 43 и 38, север – 38 и 11, восток – 36 и 39 особей / S. Во всех случаях в популяциях преобладали самцы. На удалении от промышленного центра на 10 и 15 км средняя плотность в популяциях составляла соответственно: север – 34 и 37, восток – 57 и 91 особей / S. Причем, только в восточном направлении соотношение самок и самцов было примерно равным.

В популяциях, находящихся в пессимальных и экстремальных условиях, численность особей снижена в 2 раза и более, и здесь возникает соотношение полов в зависимости от экологических условий развития. Характер соотношения полов изменяется с удаленностью от промышленного центра и по розе ветров. В 1999 году преобладали ветра юго-западных румбов. В непосредственной близости от промышленного центра (1 км) в популяциях преобладали самцы, примерно в соотношении 1 : 3. Плотность популяций ниже примерно в 2 раза была почти на всех опытных участках. Лишь в восточном направлении при удаленности от промзоны на 10 км она приближалась к таковой на контрольной территории. А на расстоянии в 15 км в этом же направлении даже несколько превышала плотность популяции на контрольной территории.

На расстояниях в 5 км, в северном, юго-западном и восточном направлениях от центра эмиссий соотношение полов составляло, соответственно 1 : 3; 1 : 2 и 2 : 3. В популяциях, удаленных от промышленного центра на 10 км, в северном направлении преобладали самцы (2 : 3), в то время как в "восточных" популяциях соотношение полов было 1 : 1. Такое соотношение полов в последнем случае вполне ожидаемо, так как по розе ветров "восточные" популяции находились в более благоприятных условиях, где влияние атмосферных загрязнителей минимально. Таким образом, здесь оптимально равновесное соотно-

шение полов наблюдалось уже на расстоянии в 10 км от промзоны. На остальных направлениях такое положение возникает на более удаленных расстояниях, так как здесь все еще высоко влияние воздушных эмиссий, сносимых в этих направлениях.

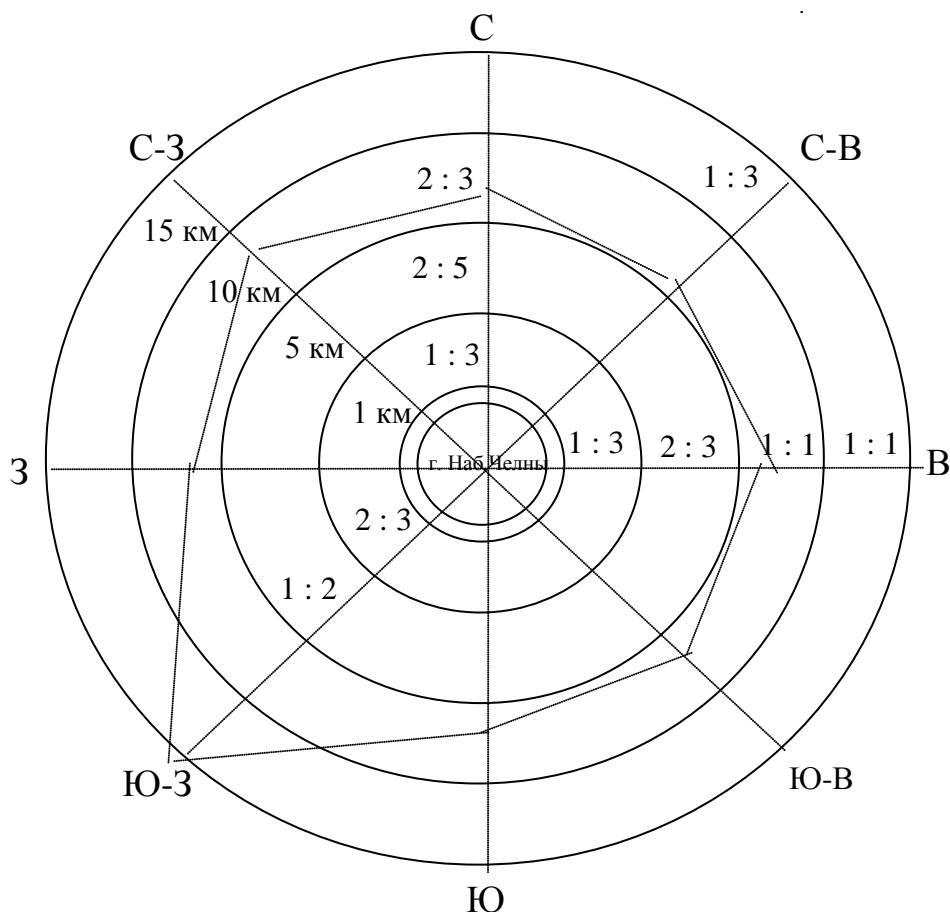


Рис.4.1. Соотношение полов популяций *O. funesta* (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны и среднегодовая роза ветров в 1999 г.

В 2000 году в регионе преобладали ветра западных, юго-западных и южных румбов. В виду малочисленности полевых сборов по опытным участкам, создать полную картину соотношения полов в районе исследования не представляется возможным. Поэтому, мы объединили материал по соотношению полов в популяциях бронзовок за два года и получили схему, описанную выше: в неблагоприятных условиях среды в популяциях преобладали самцы. Причем, плотность популяций также была в 2 и более раз ниже, чем в контрольных популяциях.

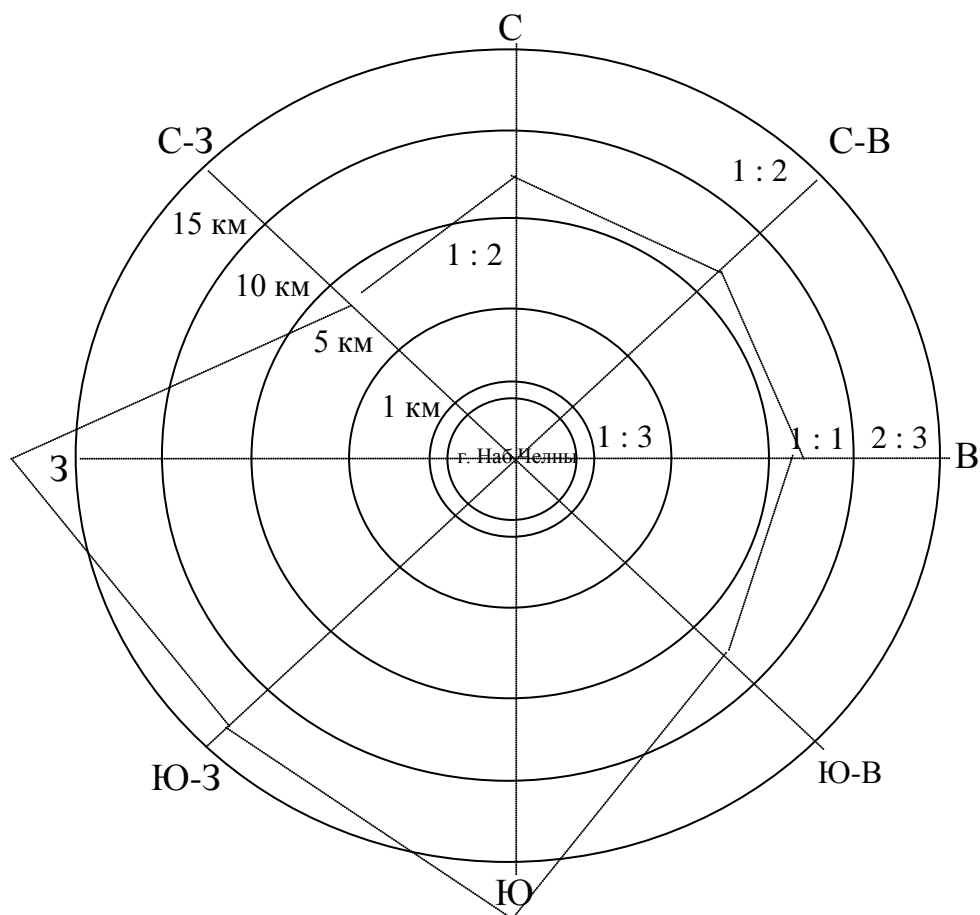


Рис.4.2. Соотношение полов популяций *O. funesta* (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны и среднегодовая роза ветров в 2000 г.

Рядом исследователей было показано, что устойчивость популяций зависит от величины полиморфизма признаков и от соотношения полов в них (Новожинов и др., 1994; Шварц, 1980; Гринько, 2001). Считается, что различная динамика численности популяций является следствием различного соотношения самок и самцов (Шварц, 1980). Вместе с тем, оптимальное соотношение полов является важнейшим механизмом поддержания генетической однородности популяции.

С генетической точки зрения периферийные популяции, находящиеся в пессимальных условиях, чаще оказываются с меньшим размером генетического груза, т.е. с меньшим резервом мобилизационной изменчивости и меньшей гетерозиготностью (Яблоков, 1987). Очевидно, что не периферийные популяции,

находящиеся в экстремальных условиях, также обладают меньшей гетерозиготностью.

Влияние воздушных эмиссий на развитие живых организмов может происходить и через кормовые растения, и опосредованно через воздушную среду обитания как это было показано в экспериментах С.М. Окуловой, Р.А. Гринько и Т.Б. Калининковой (1994) на примере дрозофилы и рыжей полевки.

Степень адаптаций популяций к антропогенному прессингу зависит от диапазона изменчивости этих видов. Наиболее пластичные, имеющие широкую норму реакции, вырабатывают определенные приспособления, позволяющие сохранять свою жизнеспособность на стационарном уровне. Эти изменения могут затрагивать репродуктивный потенциал организмов и отражаться на фенотипе.

В работах Battaglia G.R. (1965) было показано, что у копепод пол самок определяется доминантными генами, у самцов – рецессивными. Поэтому число самцов определяется степенью гомозиготности популяции. При снижении общей численности происходит снижение генетической разнородности популяции и возрастание числа самцов. Это увеличивает вероятность оплодотворения большей части самок. При высокой плотности, даже при низкой численности самцов, эта вероятность высока.

Вариации в соотношении полов имеют большое экологическое значение. В популяциях, находящихся в состоянии депрессии, целесообразно выживание, прежде всего, именно самцов, несущих ту же часть генофонда, что и самки, но требующих для своего развития меньше питания. Кроме того, самцы обычно отличаются большей способностью к миграциям и, следовательно, имеют возможность найти более благоприятные условия (Чернышев, 1996).

В экстремальных условиях изменчивой среды, когда для быстрой адаптации требуется высокая эволюционная пластичность, одновременно возрастают рождаемость и смертность самцов, увеличивается разнообразие мужской части популяции, четче становится половой диморфизм. Все это повышает эволюци-

онную пластичность популяции. Резкие изменения среды отражаются, прежде всего, на экологической подсистеме – на мужском поле. Поэтому, резкие изменения половых характеристик популяции свидетельствуют об экологическом неблагополучии (Геодакян, 1998).

Мы считаем, что популяции, обитающие в непосредственной близости от промышленного центра, находятся в худших экологических условиях. Единственным определяющим фактором экологической обстановки в данном случае может быть загрязнение среды воздушными эмиссиями промпредприятий.

Причем, в зависимости от степени воздействия воздушными эмиссиями, которая непосредственно определяется розой ветров, можно условно выделить зоны экологической ситуации в окрестностях г. Набережные Челны (рис.4.3): зона I – наиболее загрязненные территории; зона II – территории со средней загрязненностью, за которыми располагаются относительно экологически благополучные территории (зона III).

Следует отметить, что на половую структуру популяций бронзовки рябой воздушные эмиссии воздействуют опосредованно, через трофическую цепь, так как их ювенильные фазы развития являются ризофагами, а имаго – филло-, флоссофагами.

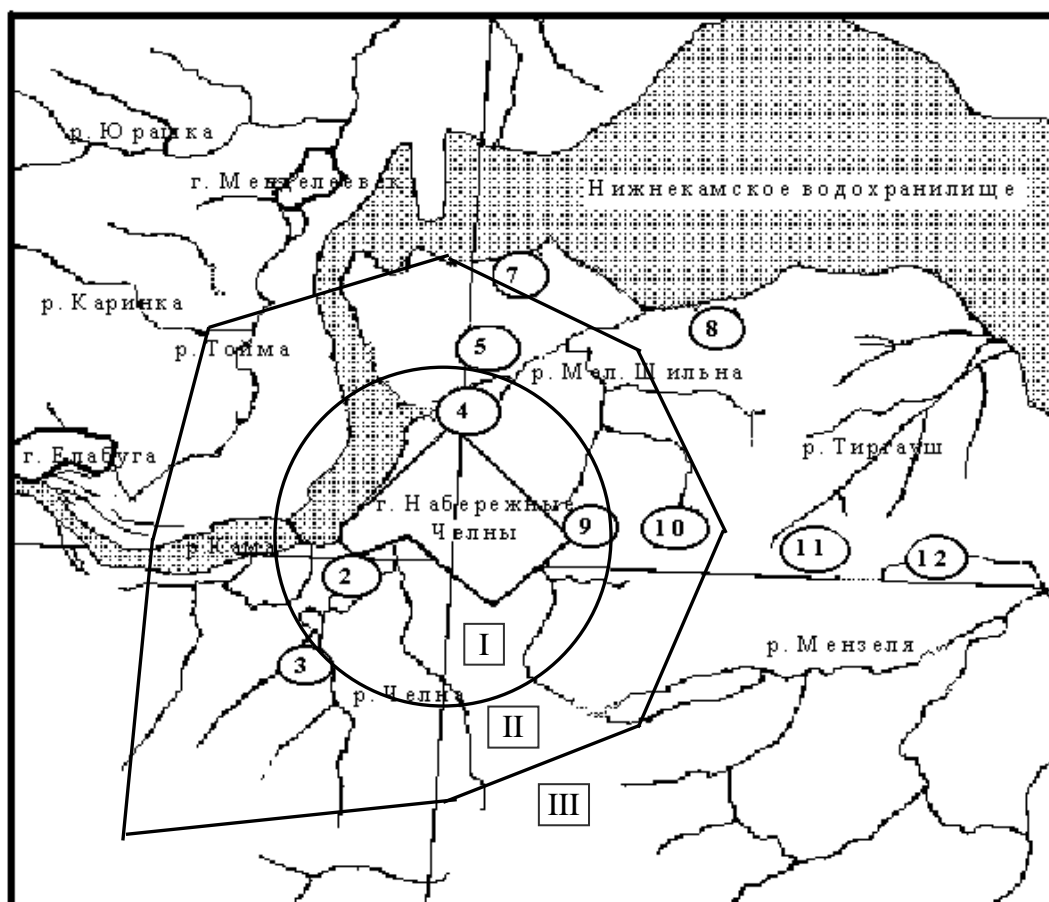


Рис. 4.3. Зоны экологической ситуации в окрестностях г. Набережные Челны в 1999 году.

Обозначения:

- 1 – 12 – опытные участки;
 I – III – зоны экологической ситуации (комментарии к рисунку в тексте)

4.2. Фенотипические признаки популяций *O. funesta* (Poda.) в окрестностях г. Набережные Челны

В популяционной морфологии часто используемыми являются методы, позволяющие анализировать относительное функциональное значение отдельных признаков популяций и при сравнении разных популяций (Яблоков, 1987). Самыми простыми из них оказываются коэффициенты вариации данного признака различных популяций и сопоставление средних арифметических величин признаков.

Нами было выдвинуто предположение о решающей роли воздушных эмиссий от промышленного центра г. Набережные Челны, потоки которых зависят от розы ветров, и их влиянии на морфологическую изменчивость бронзовок в зависимости от удаленности и направлений по горизонтам света от эпицентра промышленных выбросов. При попарном сопоставлении средних арифметических величин метрических параметров различных популяций выявилась следующая картина.

Сравнительный анализ метрических признаков *O. funesta* показал, что популяции, локализованные в относительно экологически чистых территориях (д. Бессониха, Елабужский р-н, Татарстан и д. Алтаево, Башкортостан) достоверно отличаются по 7 параметрам из 12 (58,33 % от общего числа). Эти отличия связаны с тем, что популяции локализованы в различных ландшафтных зонах: соответственно лесостепной и таежной. Поэтому, дальнейший сравнительный анализ морфологической изменчивости жуков с опытных участков производился при попарном сопоставлении метрических параметров особей с территорий, локализованных в окрестностях д. Бессониха, который был принят за основной контрольный участок.

Попарный сравнительный анализ метрических признаков жуков с опытных участков, располагавшихся на расстояниях в 1 км от промышленной зоны г. Набережные Челны по сторонам света, показал, что популяции на этих территориях достоверно отличаются друг от друга лишь по 3 признакам (25 %) (табл.4.2). Такие незначительные отличия метрических признаков свидетельствуют о том, что различные популяции жуков в непосредственной близости от городской зоны подвержены влиянию схожих факторов. Изменения достоверно затрагивают во всех случаях признаки З и К, и на отдельных опытных участках – А или Г.

Таблица 4.2

Количество достоверно отличающихся средних арифметических метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda.)

Расстояние, направление, опытный участок	1 км, Ю-Зап., № 2	1 км, Север, № 4	1 км, Восток, № 9	д. Бессониха, Контроль
1 км, Ю-Зап., № 2	–	–	–	11
1 км, Север, № 4	3	–	–	12
1 км, Восток, № 9	3	3	–	11

Сходные отличия жуков выявляются и на расстояниях в 5 км от городской черты (табл.4.3), что также свидетельствует о влиянии на эти популяции одинаковых факторов. Здесь изменения в большинстве случаев достоверно затрагивает следующие признаки: А, Ж; и в отдельных случаях – Б, В, Г, Д, З, Л, М.

Правда, здесь следует отметить, что популяции бронзовок в восточном направлении отличаются от таковых в юго-западном направлении по половине признаков. Если учесть, что в районе исследования преобладают ветра северных и юго-западных румбов, этот факт позволяет предположить о связи основных направлений воздушных эмиссий от г. Наб. Челны с их влиянием на морфологическую изменчивость бронзовок.

Таблица 4.3

Количество достоверно отличающихся средних арифметических метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda.)

Расстояние, направление, опытный участок	5 км, Ю-Зап., № 3	5 км, Север, № 5	5 км, Восток, № 10	д. Бессониха, Контроль
5 км, Ю-Зап., № 3	–	–	–	11
5 км, Север, № 5	3	–	–	11
5 км, Восток, № 10	6	2	–	11

Анализ метрических признаков жуков, популяции которых локализованы на территориях, удаленных от городской черты в 10-15 км показал, что "во-

сточные" популяции жуков сильно отличаются от "северных" и "северо-восточных" популяций. Эти отличия проявляются практически по всем признакам (табл.4.4). В то же время незначительны отличия между "северными" и "северо-восточными" популяциями (Е, Ж, К, Л – 33,33 %) и значительны – между "восточными" популяциями (8 ММП – В, Д, Е, З, И, К, Л, М – 66,67 %), локализованных в 10 и 15 км от промышленного центра. Такое положение позволяет сделать умозаключение о меньшем влиянии угнетающего фактора на популяции бронзовок в восточном направлении удаленностью в 15 км и более.

На расстоянии до 10 км "восточные" популяции все еще испытывают небольшой прессинг со стороны "некоего" фактора. Эти факты также подтверждают наше предположение о связи изменчивости жуков с направлением розы ветров. Здесь "восточные" популяции менее всего подвержены угнетающему действию фактора.

Таблица 4.4

Количество достоверно отличающихся средних арифметических метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	10 км, Север, №7	10 км, Восток, №11	15 км, С-Вос., №8	15 км, Восток, №12	д. Бессониха, Контроль
10 км, Север, №7	–	–	–	–	11
10 км, Восток, №11	11	–	–	–	12
15 км, С-Вос., №8	4	12	–	–	12
15 км, Восток, №12	12	8	11	–	12

Жуки с участков, расположенных на расстояниях в 1 км от городской черты, мало отличаются от особей, локализованных в юго-западном и северном направлениях на расстояниях в 5 км, что говорит об их обитании в схожих условиях (табл.4.5). Здесь более всего отличий выявилось между популяциями

жуков в северном направлении, удаленных на 1 и 5 км от городской черты (по 5 ММП – А, З, К, Л, М – 41,67 %). Опытные участки, удаленные в северном направлении, на расстояния в 5 км, располагались в лесной зоне, на территории Белоусовского лесничества. Видимо, лесной массив несколько снижает негативное влияние фактора на изменчивость жуков.

"Восточные" популяции бронзовок, расположенные в 5 км, отличаются по 4 признакам (А, и в отдельных случаях – Б, Ж, З, И, Л – 33,33 %) от популяций, расположенных в непосредственной близости от городской черты. Значительны отличия жуков "восточных" популяций от "юго-западных" (9 ММП – 75 %), что также совпадает с направлением розы ветров.

Таблица 4.5

Количество достоверно отличающихся средних арифметических метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	1 км, Ю-Зап., № 2	1 км, Север, № 4	1 км, Восток, № 9	д. Бессониха, Контроль
5 км, Ю-Зап., № 3	1	2	2	11
5 км, Север, № 5	2	5	1	11
5 км, Восток, № 10	9	4	4	11

Аналогичное сопоставление популяций с опытных участков, расположенных на расстояниях в 1 км от городской черты и популяций, удаленных на 10 и 15 км выявило большей частью значительные отличия между ними (табл.4.6).

"Северные" и "северо-восточные" популяции, несмотря на разноудаленность, более всего схожи и отличаются лишь по одному признаку (А). Больше отличий выявилось между ними и "юго-западной" популяцией; соответственно по 4 (А, Ж, З, И – 33,33 %) и 7 (А, Г, Д, Ж, З, К, Л – 58,33 %) ММП: это, вероятно, связано с преобладающими юго-западными румбами. Здесь особо выделяются "восточные" популяции бронзовок, которые отличаются от остальных популяций, локализованных в километровой зоне от промышленного центра,

практически по всем признакам, что еще раз подтверждает отсутствие угнетающего фактора по сравнению с остальными популяциями.

Таблица 4.6

Количество достоверно отличающихся средних арифметических метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	1 км, Ю-Зап., № 2	1 км, Север, № 4	1 км, Восток, № 9	д. Бессониха, Контроль
10 км, Север, № 7	4	1	1	11
10 км, Восток, № 11	11	11	11	12
15 км, С-Вост., № 8	7	1	4	12
15 км, Восток, № 12	12	11	12	12

И, наконец, сравнение признаков бронзовок с популяций, удаленных на 5 и 10-15 км от предполагаемого влияющего фактора, выявило следующую картину (табл.4.7). "Северные" и "юго-западные" популяции отличаются незначительно друг от друга (2 ММП – Б, 3 – 16,67 %).

Таблица 4.7

Количество достоверно отличающихся средних арифметических метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	5 км, Ю-Зап., № 3	5 км, Север, № 5	5 км, Восток, № 10
10 км, Север, № 7	2	2	4
10 км, Восток, № 11	11	12	11
15 км, С-Вост., № 8	4	5	6
15 км, Восток, № 12	12	12	12

А "северо-восточные" популяции, удаленные на 15 км, отличны от популяций, удаленных на 5 км, по 4-6 признакам (33,33-50 %), что связано с меньшим влиянием фактора в зависимости от удаленности. "Северо-восточные" популяции более схожи с таковыми, расположенными в лесном массиве (7 км, Север, № 8) и отличаются от последних всего по двум признакам (Ж, 3).

"Восточные" популяции бронзовок, расположенные в пятикилометровой зоне, отличаются от остальных популяций по 4-6 признакам (33,33-50 %), а популяции удаленные на 10 и 15 км отличаются от остальных практически по

всем признакам. Между собой, как уже описывалось выше, эти популяции отличаются по 8 признакам (66,67 %), что связано с разноудаленностью от промышленного центра.

Следует отметить, что усредненные линейные размеры 12 метрических параметров бронзовок различных популяций уменьшаются при приближении к эпицентру воздушных эмиссий (рис. 4.4). Причем эти величины меньше у жуков, локализованных в юго-западных и северных направлениях от промышленного центра, что совпадает с направлением основных румбов розы ветров. В северном направлении средние размеры бронзовок остаются неизменными даже при удалении от промзоны до 15 км. Бронзовки с восточных направлений, удаленные на 1-5 км, практически не отличаются размерами от жуков из остальных направлений. Жуки "восточных" популяций, удаленные на 10-15 км, несколько крупнее особей "северных" популяций, что, видимо, связано с меньшим влиянием предполагаемого фактора. Но они все еще меньше размерами по сравнению с контрольными.

Амплитуда колебаний значений признаков наиболее высока у "северных" популяций и варьирует на удалении до 5 км от $\pm 0,12$ до $\pm 0,16$ мм, а в "юго-западных", "северных" и "восточных" популяциях – от $\pm 0,07$ до $\pm 0,08$. У "восточных" популяций в 15 км от промышленного центра отклонения признаков приближаются к таковым на контрольных территориях.

Между размерами тела насекомых и плодовитостью существует определенная зависимость. Например, было показано, что при длине тела самки желтого крыжовникового пилильщика в 6,5 мм потенциальная ее плодовитость равна 51 яйцу, при длине тела самки в 7,3 мм – составляет 85 яиц, при длине тела в 8,9 мм – до 136 яиц (Булухто, 1997). Плодовитость – величина непостоянная и зависит от наследственных свойств вида и внешних условий среды. Следовательно, стоит ожидать, что в популяциях бронзовок, обитающих в экстремальных условиях вблизи промзоны, снижение размеров жуков непосредственно связано с плотностью популяций и плодовитостью самок.

Таким образом, обобщая материал по метрической изменчивости бронзовки рябой, популяции которой локализованы по горизонтам света на различных расстояниях от промышленного центра г. Набережные Челны, можно заключить, что средние линейные размеры жуков закономерно уменьшаются при приближении к эпицентру воздушных эмиссий. Жуки из популяций, расположенных в непосредственной близости от центра выбросов, почти в два раза меньше размерами по сравнению с жуками из контрольной популяции.

Кроме того, изменения линейных размеров жуков совпадают с основными направлениями воздушных промышленных выбросов. Популяции бронзовок, располагающиеся с "подветренной" стороны (северное и юго-западное направления), подвергаются большей изменчивости по сравнению с популяциями, где его влияние ограничено (восточное направление).

Причем, во всех популяциях, располагающихся в "подфакельном пространстве", линейные размеры меньше и остаются практически неизменными вплоть до максимально исследованных расстояний от промышленного центра, т.е. до 15 км. В восточном же направлении от промзоны, где расположено АО "КамАЗ", популяции бронзовок находятся в более благоприятных условиях, — это выражается в том, что жуки имеют большие линейные размеры.

Метрическая изменчивость бронзовки рябой связана с их половой структурой, результаты которой приведены в предыдущем разделе. При интерпретации полученных данных становится очевидным, что в популяциях, локализованных вблизи от промышленного центра, снижена гетерозиготность и при общей низкой численности особей с уменьшенными линейными размерами преобладают самцы. В условиях пессимального действия фактора (10 и более км) размеры жуков увеличиваются, повышается гетерозиготность популяций и увеличивается доля самок в них. Очевидно, что на метрическую и половую структуры популяций бронзовки рябой влияют воздушные эмиссии от предприятий г. Набережные Челны, потоки которых определяются розой ветров, и оказывают опосредованное влияние через трофическую цепь.

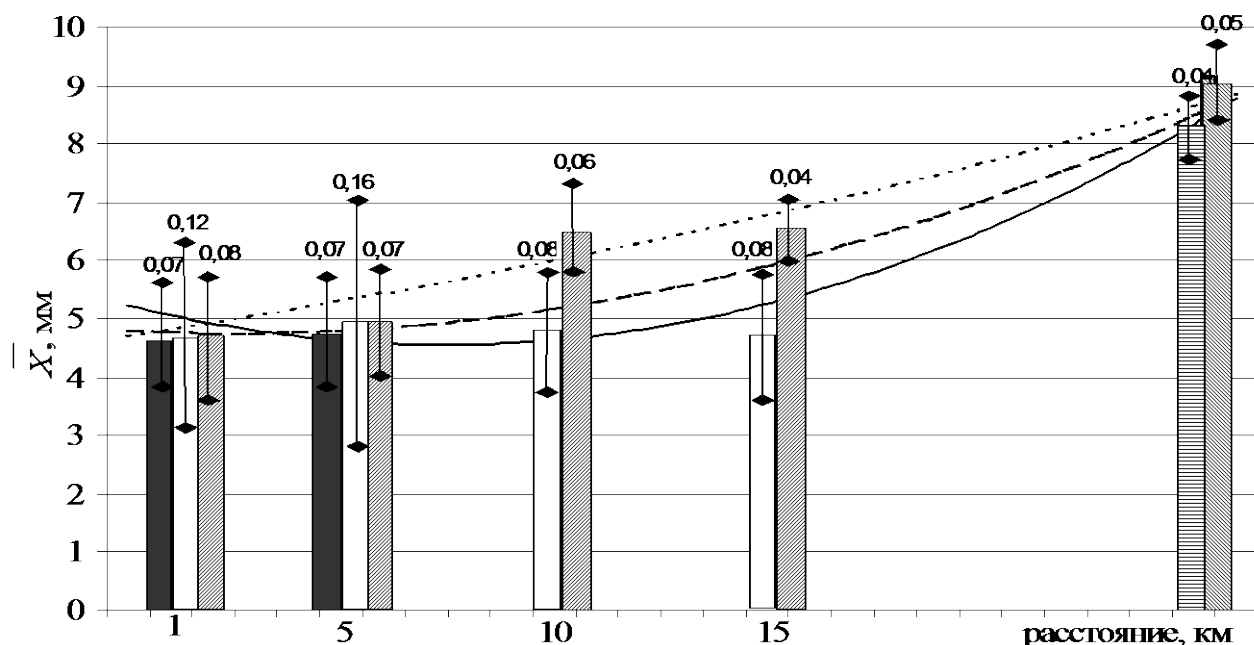
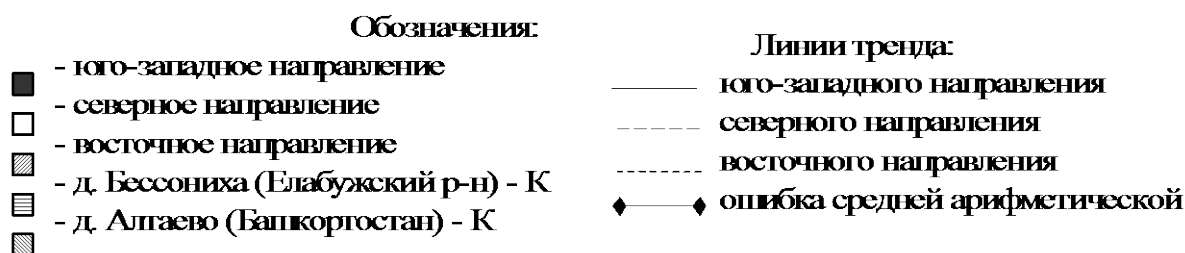


Рис. 4.4. Средние значения метрических признаков в популяциях *O. funesta* (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны



4.3. Индексы метрических признаков популяций *O. funesta* (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны

В популяционных исследованиях изучают не только и не столько исходно получаемые признаки, но различные комбинации их, в первую очередь, отношения, отражающие пропорции изучаемых объектов. Вычисление таких индексов полезно в тех случаях, когда они выявляют определенную закономерность, или когда они менее изменчивы, чем исходные величины. Абсолютные значения признаков также полезны, так как размеры особей являются характери-

кой тех условий, в которых живут особи, а также потому, что изменчивость размерных показателей неоднородна в популяции и может отражать адаптивные процессы, происходящие в ней.

Для характеристики телосложения жуков различных популяций изучали их габитус. Одним из показателей, характеризующих габитус организма, является отношений длин параметров к их ширине. Эти отношения выражаются через индексы метрических параметров. В нашей работе были использованы следующие индексы: отношение длины шва между элитрами к ширине тела в области углов элитр – Г/А; отношение длины элитры к ее ширине – Б/В; отношение длины птеригия к его ширине – Е/Ж. Усредненные результаты промеров указанных индексов различных популяций бронзовки рябой приведены в таблицах 4.8- 4.10.

Таблица 4.8

Индексы ММП популяций *O. funesta* Poda., локализованных в юго-западном направлении от г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

Индексы	ЮГО-ЗАПАД				К – Бессониha
	1 км	5 км	10 км	15 км	
	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$				
Г / А	0,86±0,42	0,86±0,45	–	–	0,94±0,87
Б / В	2,32±0,36	2,35±0,39	–	–	2,61±0,83
Е / Ж	3,31±0,73	3,36±0,77	–	–	3,06±1,40

Таблица 4.9

Индексы ММП популяций *O. funesta* Poda., локализованных в северном направлении от г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

Индексы	СЕВЕР				К – Бессониha
	1 км	5 км	10 км	15 км	
	$\overline{X} \pm S_{\overline{X}}$				
Г / А	0,92±0,46	0,82±0,87	0,87±0,49	0,95±0,65	0,94±0,87
Б / В	2,33±0,40	2,32±0,75	2,27±0,42	2,41±0,61	2,61±0,83
Е / Ж	3,62±0,79	3,41±1,52	3,31±0,83	3,58±1,12	3,06±1,40

Таблица 4.10

Индексы ММП популяций *O. funesta Poda.*, локализованных в восточном направлении от г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

Индексы	ВОСТОК				К – Бессониха
	1 км	5 км	10 км	15 км	
	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$				
Г / А	0,86±0,46	0,92±0,46	0,93±0,61	0,93±4,20	0,94±0,87
Б / В	2,36±0,36	2,36±0,41	2,51±0,77	2,47±3,98	2,61±0,83
Е / Ж	3,35±0,82	3,61±0,80	3,35±1,34	3,36±7,02	3,06±1,40

Сопоставительный попарный анализ индексов различных популяций бронзовок между собой и с контрольной популяцией не выявил достоверных отличий. Индексы метрических признаков во всех популяциях изменяются одинаково соотносительно, о чем будет изложено ниже. Незначительно отличаются лишь величины колебаний значений индексов по горизонтам света.

Анализ обобщенных величин габитуса, приведенных на Рис.4.5-4.7, выявил тенденцию изменения двух индексов в зависимости от расстояния до промышленного центра. Индекс Г/А по горизонтам света изменяется незначительно и, поэтому, этими изменениями можно пренебречь. Ухудшенные экологические условия даже поблизости от промышленного центра существенно не влияют на данный параметр.

Индекс Б/В при приближении к эпицентру воздушных эмиссий уменьшается по горизонтам света, что свидетельствует о незначительном уменьшении длины надкрылья. Данный факт означает, что бронзовки из популяций, локализованных в непосредственной близости от промышленного центра, имеют несколько относительно широкие элитры.

Индекс Е/Ж, отражающий размеры крыловой пластинки, при приближении к промышленному центру имеет явственную тенденцию к возрастанию. Причем эта тенденция также проявляется по горизонтам света. Это свидетельствует о соотносительном удлинении птеригия бронзовок, популяции которых находятся в худших экологических условиях. Вероятно, относительное удлине-

ние крыловой пластинки имеет адаптивное значение и повышает миграционные способности жуков в поисках лучших местообитаний.

Таким образом, габитус бронзовок, локализованных в напряженных экологических условиях, вблизи промышленного центра, характеризуется тем, что жуки имеют относительно широкие надкрылья и удлинённые крылья по сравнению с популяциями, находящимися в более благоприятных условиях. Какой-либо зависимости изменения габитуса бронзовок от направления воздушных эмиссий по горизонтам света выявлено не было. Изменения габитуса отдельных органов выявляются лишь в зависимости от расстояния до промышленного центра.

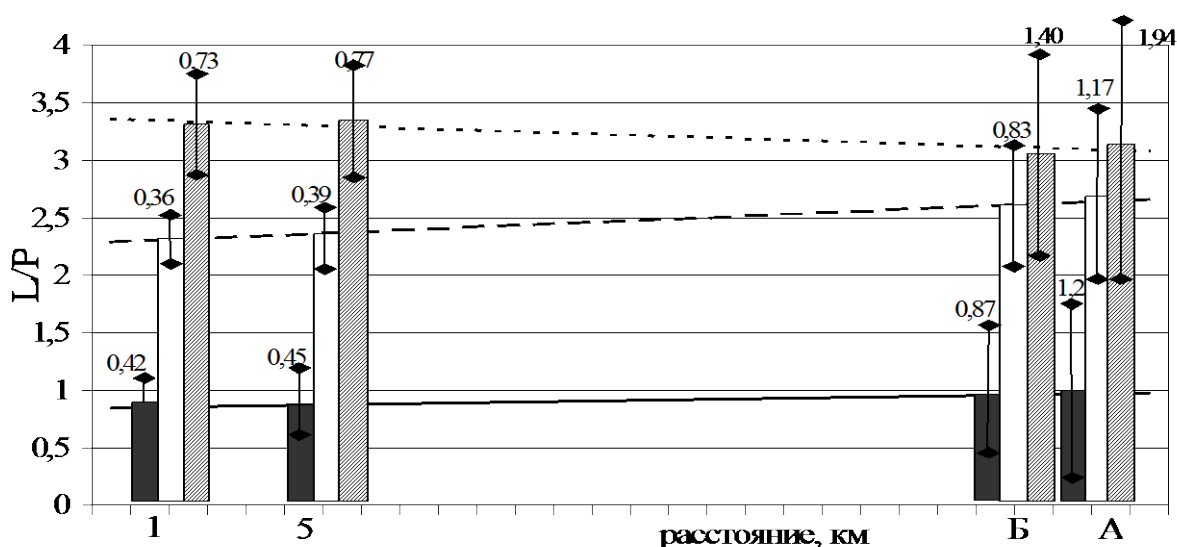


Рис. 4.5. Индексы метрических признаков популяций *O. funesta* (Pod.), локализованных в юго-западном направлении от г. Набережные Челны

■ - Г/А

□ - Б/В

▨ - Е/Ж

Обозначения:

Б - д. Бессониха (Елабужский р-н) - К

А - д. Алгасво (Бапкортостан) - К

◆—◆ ошибка индексов ММП

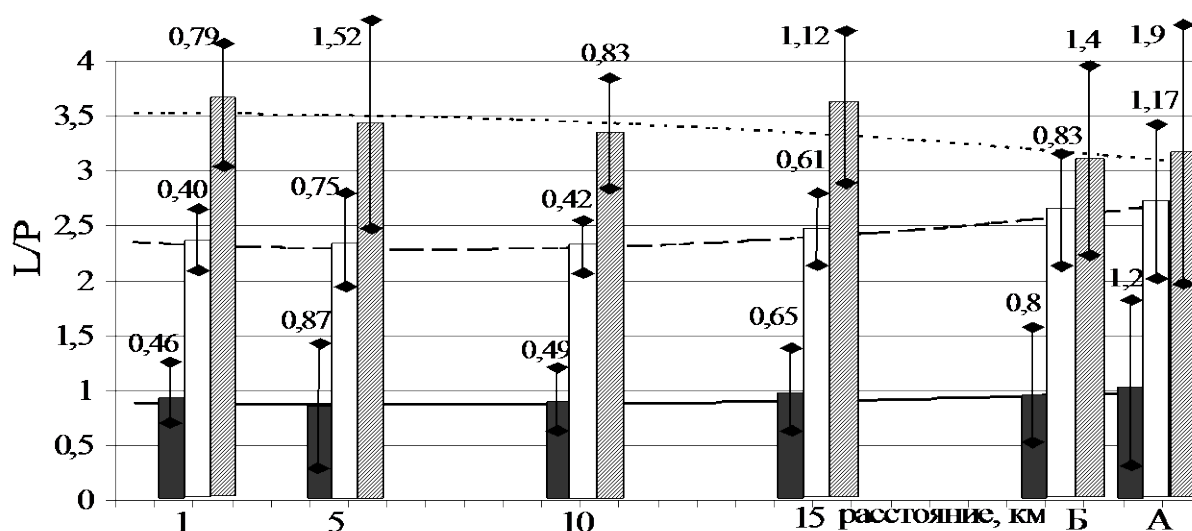


Рис.4.6. Индексы метрических признаков популяций *O. funesta* (*Pod.*), локализованных в северном направлении от г. Набережные Челны

Обозначения:

- - Г/А Б - д. Бессониha (Елабужский р-н) - К
- - Б/В А - д. Алтаево (Башкортостан) - К
- ▨ - Е/Ж ♦ — ♦ ошибка индексов ММП

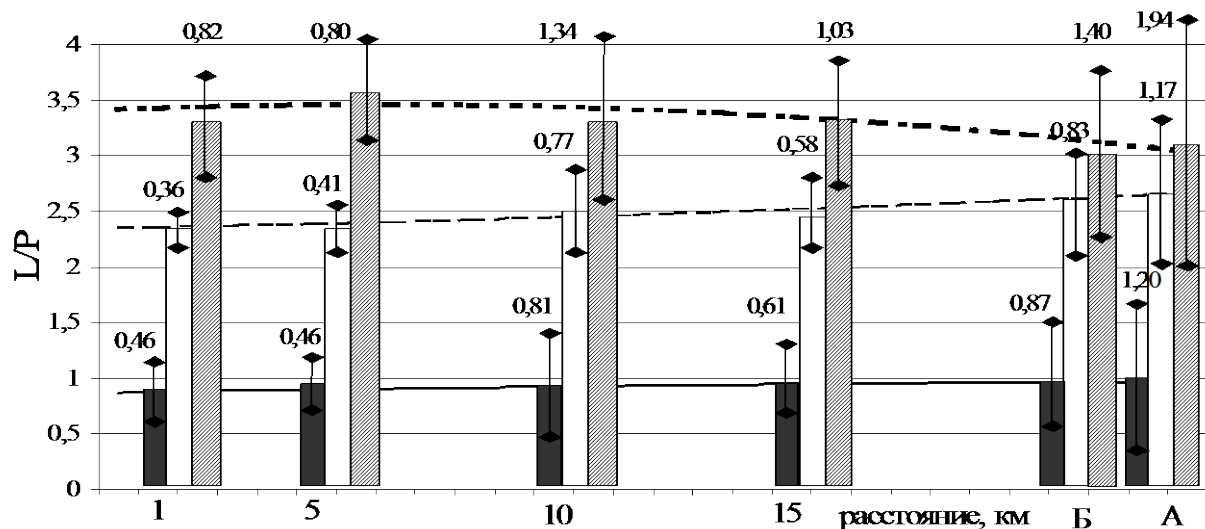


Рис.4.7. Индексы метрических признаков популяций *O. funesta* (*Pod.*), локализованных в восточном направлении от г. Набережные Челны

Обозначения:

- - Г/А Б - д. Бессониha (Елабужский р-н) - К
- - Б/В А - д. Алтаево (Башкортостан) - К
- ▨ - Е/Ж ♦ — ♦ ошибка индексов ММП

ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПОПУЛЯЦИЙ БРОНЗОВОК

5.1. Изменчивость метрических признаков популяций *O. funesta* (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны

Сравнительный попарный анализ коэффициентов вариации метрических признаков популяций *O. funesta* Poda., локализованных на контрольных территориях (д. Бессониha) и в окрестностях д. Алтаево (Башкортостан), выявил значительные отличия между этими популяциями. Эти отличия проявляются по 5 признакам – В, Д, З, Л, М, что составляет 41,67 % от их общего числа. Величины средних C_v на контрольных участках составляют соответственно, $4,47 \pm 0,35$ % и $7,79 \pm 0,75$ %.

Попарное сопоставление коэффициентов вариации метрических признаков популяций бронзовки рябой, расположенных в непосредственной близости от промышленного центра (1 км) в различных направлениях по горизонтам света, показало, что отличия между ними выявляются по 4-6 признакам (табл. 5.1) – 33,33 %-50 %. В большинстве случаев это касается признаков: Е, Ж, З, И, К, М.

Таблица 5.1

Количество достоверных различий по коэффициентам вариации (C_v)
метрических признаков жуков при попарном сопоставлении
популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	1 км, Ю-Зап., № 2	1 км, Север, № 4	1 км, Восток, № 9	д. Бессониha, Контроль	д. Алтаево (Башкортостан)
1 км, Ю-Зап., № 2	–	–	–	10	10
1 км, Север, № 4	6	–	–	9	10
1 км, Восток, № 9	4	6	–	10	7

"Северные" популяции, удаленные от городской и промышленной зоны на 5 км, отличались коэффициентами вариации от "восточных" популяций всего по 1-3 признакам (Г, Д, З, и в отдельном случае Е – 8,33-25 %) (табл. 5.2).

Вероятно, незначительные отличия связаны с тем, что первые располагались в лесном массиве Белоусовского лесничества, который "сглаживает" влия-

ние воздушных эмиссий. Вероятно, по этой же причине "юго-западные популяции", подверженные большему влиянию фактора по розе ветров, отличаются от "северных" по 3-5 признакам (25-41,67 %). В обоих случаях различия достоверно касаются признаков Г и М. "Восточные" популяции бронзовок, удаленные на 5 км от промзоны, отличаются от "юго-западных" и "северных", удаленных на то же расстояние, всего по одному признаку (Е – 8,33 %).

Таблица 5.2

Количество достоверных различий по коэффициентам вариации (C_v) метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	5 км, Ю-Зап., № 3	5 км, Север, № 5	5 км, Восток, № 10	д. Бессониha, Контроль	д. Алтаево (Башкортостан)
5 км, Ю-Зап., № 3	–	–	–	7	6
5 км, Север, № 5	5	–	–	9	7
5 км, Восток, № 10	1	1	–	10	8

Популяции бронзовок, локализованные на расстояниях 10-15 км по сторонам света, отличаются коэффициентами вариации довольно значительно (табл. 5.3). Наибольшие отличия выявляются между "восточными" и остальными популяциями (50-66,67 % от всех признаков). Между "восточными" популяциями, удаленными на 10 и 15 км от городской черты, отличия выявляются по C_v 4 метрических признаков (А, Ж, И, К – 33,33 %).

Анализ таблицы 5.4 показывает, что "юго-западные" популяции жуков, локализованные в 5 км от промзоны, значительно отличаются C_v мерных признаков от популяций, удаленных на 1 км, по 4-9 признакам (33,33-75 %). Такое значительное варьирование C_v совпадает с направлением воздушных эмиссий по розе ветров.

Таблица 5.3

Количество достоверных различий по коэффициентам вариации (C_v) метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	10 км, Север, №7	10 км, Восток, №11	15 км, Сев.-вос., №8	15 км, Восток, №12	д. Бессони-ха, Контроль	д. Алтаево (Башкортостан)
10 км, Север, №7	–	–	–	–	10	9
10 км, Восток, №11	7	–	–	–	11	8
15 км, С-В., №8	5	6	–	–	10	7
15 км, Восток, №12	8	4	6	–	11	7

"Северные" популяции, удаленные на 5 км, отличаются по C_v от остальных популяций, локализованных в непосредственной близости от промзоны, не столь значительно – по 1-4 признакам (8,33-33,33 %). В большинстве случаев достоверные отличия выявлены по следующим признакам: Е, Г, Д, З, М. Лишь "восточные" популяции отличаются от "северных" по 6 признакам (Б, В, Е, Ж, И, К – 50 %).

Таблица 5.4

Количество достоверных различий по коэффициентам вариации (C_v) метрических признаков жуков при попарном сопоставлении различных популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	1 км, Ю-Зап., № 2	1 км, Север, № 4	1 км, Восток, № 9	д. Бессони-ха, Контроль	д. Алтаево (Башкортостан)
5 км, Ю-Зап., № 3	7	9	4	7	6
5 км, Север, № 5	3	1	1	9	7
5 км, Восток, № 10	3	6	1	10	8

Сопоставление популяций бронзовок, удаленных на 10-15 км и 1 км от промзоны, показало, что больше всего и значительно коэффициентами вариации отличаются "восточные" популяции жуков (табл. 5.5). Эти отличия при сравнении с популяциями, удаленными на 1 км, выявляются по 6-8 метрическим признакам (50-66,67 %). C_v метрических признаков "восточных" популя-

ций, удаленных на 10-15 км, отличаются от таковых, расположенных в непосредственной близости от промышленного центра, по 7-8 признакам (58,33-66,67 %). В то же время "восточные" популяции, локализованные в непосредственной близости от промзоны, отличаются по C_v от "северных" и "северо-восточных" популяций всего по 1-3 метрическим признакам (А или З, И, М – 8,33-25 %).

Таблица 5.5

Количество достоверных различий по коэффициентам вариации (C_v) метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	1 км, Ю-Зап., № 2	1 км, Север, № 4	1 км, Восток, № 9	д. Бессониha, Контроль	д. Алтаево (Башкортостан)
10 км, Север, № 7	5	7	1	10	9
10 км, Восток, № 11	6	8	8	11	8
15 км, С-Вост., № 8	2	6	3	10	7
15 км, Восток, № 12	7	6	7	11	7

При сопоставлении "восточных" популяций между собой, удаленных на 5 и 15 км от промзоны, выявляется, что эти популяции отличаются C_v по половине мерных признаков (табл. 5.6). Больше всего здесь отличий выявляется при сравнении "восточных" и "северных" популяций – 7-9 признаков (58,33-75 %). Между "северными" и "юго-западными" популяциями выявляется больше сходства по C_v метрических параметров – 2-4 (А, Ж, И - Г, Д, З, Л – 16,67-33,33 %). Очевидно, что эти популяции бронзовок находятся в более схожих условиях.

Таблица 5.6

Количество достоверных различий по коэффициентам вариации (C_v) метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	5 км, Ю-Зап., № 3	5 км, Север, № 5	7 км, Север, № 8	5 км, Восток, № 10
10 км, Север, № 7	3	2	2	2
10 км, Восток, № 11	5	9	5	6
15 км, С-Вост., № 8	4	3	3	2
15 км, Восток, № 12	6	7	6	6

Амплитуда размаха изменчивости усредненных коэффициентов вариации по всем 12 метрическим признакам, которая возрастает вблизи промышленного центра, подтверждает предположение о связи морфологической изменчивости жуков с загрязнением среды. Размах изменчивости пропорционально возрастает при уменьшении линейных размеров жуков при приближении к эпицентру промышленных выбросов соответственно зонам техногенного влияния (рис. 5.1). Ввиду того, что в районе исследования преобладают ветра от северных, западных до южных румбов, то и величины C_v метрических признаков бронзовок больше на этих направлениях, чем в "восточных" популяциях. Размах отклонений коэффициентов вариации при подобном сравнении также разительно отличается: соответственно, $\pm 1,79$, против $\pm 0,35$. C_v мерных признаков бронзовок из популяций, расположенных в непосредственной близости от промышленного центра, более чем в 3 раза превышают таковые показатели из контрольной популяции.

Критериями оценки морфологической изменчивости популяций бронзовок в условиях неблагоприятных экологических условий, в окрестностях промышленного центра, могут служить величины коэффициентов вариации метрических признаков: на удалении до 5 км – Б, В, Д, Е, Ж, З, И, К, Л, М; до 15 км – А, Б, В, Д, Е, Ж, З, И, К, Л (рис. 3.1).

В заключение следует отметить, что попарный сравнительный анализ коэффициентов вариации метрических параметров бронзовок всех изученных популяций, показал значительные отличия практически по всем признакам при сопоставлении с контрольными популяциями. В то же время "восточные" популяции, локализованные на расстоянии в 15 км от промышленного центра, в области меньшего негативного влияния предполагаемого фактора, по розе ветров, также отличаются от контрольных популяций по всем признакам. Видимо, это расстояние является недостаточным для снижения действующего угнетающего фактора.

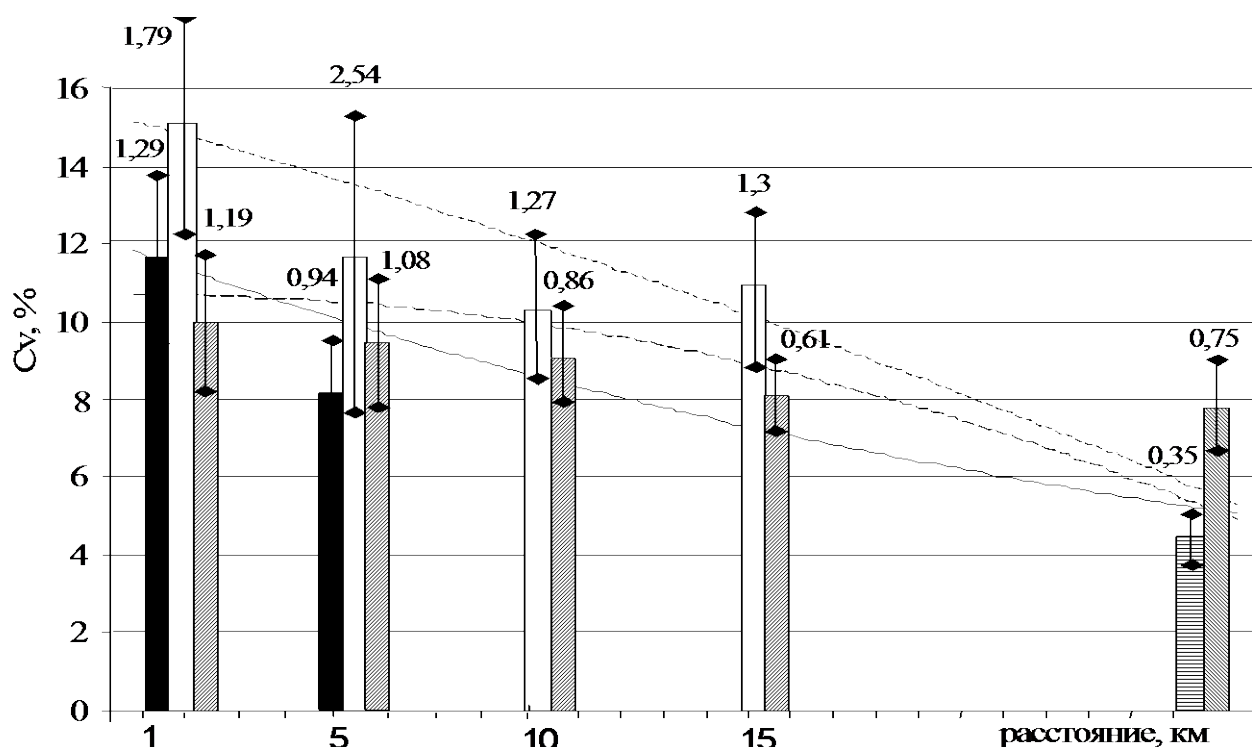


Рис. 5.1. Средние коэффициенты вариаций метрических признаков популяций *O. funesta* (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны

■ - юго-западное направление

□ - северное направление

▨ - восточное направление

▤ - д. Бессониха (Елабужский р-н) - К

▥ - д. Алгаево (Башкортостан) - К

Обозначения:

Линии трендов:

— юго-западное направление

- - - северное направление

· · · восточное направление

◆ — ◆ ошибка коэффициента вариации

5.2. Стандартное отклонение метрических признаков популяций *O. funesta* (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны

Использование метода морфологических профилей подразумевает, что при сравнении разных групп особей по одним и тем же признакам сопоставляются не абсолютные значения признаков (которые могут сильно варьировать), а относительные значения среднего квадратического отклонения, отнесенные к значениям какой-то эталонной популяции. Этот метод в разных модификациях

успешно используется для наглядного графического определения фенотипического сходства разных групп особей (Яблоков, 1987).

Величина стандартного отклонения оказывается удобной характеристикой варьирования, так как выражается в тех же единицах, что и средняя арифметическая величина. Среднее квадратическое отклонение наилучшим образом характеризуют не только величину, но и специфику варьирования признаков (Лакин, 1990).

Сравнительный анализ стандартных отклонений метрических признаков *O. funesta* показал, что популяции, локализованные в относительно экологически чистых территориях (д. Бессониha, Елабужский р-н, Татарстан и д. Алтаево, Башкортостан) достоверно отличаются по 5 признакам из 12 (41,7 % от общего числа). Эти отклонения касаются следующих признаков: Б, В, Д, З и М.

Попарный сравнительный анализ популяций бронзовки рябой, удаленных от промышленного центра на 1 км по горизонтам света, выявил значительные отличия по стандартным отклонениям признаков жуков (табл.5.7). В этих популяциях достоверные отличия стандартных отклонений признаков касаются 4-6 признаков в разных популяциях (соответственно 33,33-50 %): в большинстве случаев – Б, В, Е, Ж, З, И. При сравнении этих популяций с контролем отличия проявляются по 5-8 метрическим признакам (41,7-66,7 %).

Таблица 5.7

Количество достоверно отличающихся величин стандартных отклонений метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	1 км, Ю-Зап., № 2	1 км, Север, № 4	1 км, Восток, № 9	д. Бессониha, Контроль
1 км, Ю-Зап., № 2	–	–	–	5
1 км, Север, № 4	6	–	–	8
1 км, Восток, № 9	4	5	–	6

Сопоставление стандартных отклонений метрических признаков популяций бронзовок, удаленных на 5 км от городской зоны по горизонтам света

(табл.5.8), выявило незначительные отличия между ними по 1-4 признакам (8,33-33,33 %). В большинстве случаев это касается признака Е, а также – Б, Г, Ж, М. Эти популяции отличаются от контрольной по 4-7 признакам (33,33-58,33 %).

Таблица 5.8

Количество достоверно отличающихся величин стандартных отклонений метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	5 км, Ю-Зап., № 3	5 км, Север, № 5	5 км, Восток, № 10	д. Бессониha, Контроль
5 км, Ю-Зап., № 3	–	–	–	5
5 км, Север, № 5	4	–	–	7
5 км, Восток, № 10	2	1	–	4

Популяции, удаленные на 10-15 км от промзоны, также значительно отличаются по стандартным отклонениям признаков (табл.5.9). Более всего отличаются "северные" и восточные популяции – по 6-9 признакам (50-75 %), менее всего – "северо-восточные" и "восточные", локализованные в 15 км от городской черты – по 3 признакам (25 %). В большинстве случаев, при попарном сравнении популяций на этих расстояниях от промцентра, отличия по средним квадратическим отклонениям здесь затрагивают следующие признаки: А, В, Г, Д, З, К, Л, И, М. При сравнении с контрольной популяцией отличия затрагивают признаков – 6-8 признаков (50-66,67 %).

Таблица 5.9

Количество достоверно отличающихся величин стандартных отклонений метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	10 км, Север, №7	10 км, Восток, №11	15 км, Сев.-вос., №8	15 км, Восток, №12	д. Бессониha, Контроль
10 км, Север, №7	–	–	–	–	8
10 км, Восток, №11	6	–	–	–	6
15 км, Сев.-вос., №8	5	2	–	–	6
15 км, Восток, №12	9	6	3	–	6

Популяции, удаленные от городской зоны на 1 и 5 км, в среднем мало отличаются друг от друга (табл.5.10): в среднем по 1-3 признакам (8,33-25 %). Тем не менее, разительны отличия по стандартным отклонениям признаков "северных" и "юго-западных" популяций (66,67 %), "северных" и "восточных" (50 %), и "юго-западных" популяций между собой, удаленных от промзоны на 1 и 5 км (58,33 %). Менее всего отличаются в этом отношении между собой "восточные", а также "северные" популяции (8,33 %).

Таблица 5.10

Количество достоверно отличающихся величин стандартных отклонений метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	1 км, Ю-Зап., № 2	1 км, Север, № 4	1 км, Восток, № 9	д. Бессониха, Контроль
5 км, Ю-Зап., № 3	7	8	5	5
5 км, Север, № 5	3	1	1	7
5 км, Восток, № 10	3	6	1	4

Популяции, удаленные на 1 и 10-15 км, отличаются очень значительно (табл.5.11) – до 10 признаков 83,33 %. Лишь по одному признаку (А) отличаются стандартные отклонения "восточной" (1 км) и "северной" популяций, что свидетельствует о схожести условий обитания бронзовок.

Таблица 5.11

Количество достоверно отличающихся величин стандартных отклонений метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	1 км, Ю-Зап., № 2	1 км, Север, № 4	1 км, Восток, № 9	д. Бессониха, Контроль
10 км, Север, № 7	5	7	1	8
10 км, Восток, № 11	4	8	5	6
15 км, С-Вост., № 8	2	7	4	6
15 км, Восток, № 12	6	10	6	6

Сравнительный анализ стандартных отклонений признаков популяций, локализованных на расстояниях в 5 и 10-15 км от промзоны, выявил также значительные отличия, но несколько меньше, чем в выше описанном случае (табл.5.12). Более всего отличаются "восточные" популяции от "северных" – 6

признаков (50 %), и "юго-западных" – 8 признаков (66,67 %). В то же время "восточные" популяции бронзовок, удаленные от городской черты на 5 и 15 км, отличаются друг от друга по 7 признакам (58,33 %). Остальные популяции отличаются по стандартным отклонениям 2-4 метрических признаков (соответственно 16,67-33,33 %).

Таблица 5.12

Количество достоверно отличающихся величин стандартных отклонений метрических признаков жуков при попарном сопоставлении популяций *O. funesta* (Poda..)

Расстояние, направление, опытный участок	5 км, Ю-Зап., № 3	5 км, Север, № 5	5 км, Восток, № 10
10 км, Север, № 7	4	2	2
10 км, Восток, № 11	8	3	3
15 км, С-Вост., № 8	4	2	2
15 км, Восток, № 12	6	6	7

Подытоживая материал по стандартным отклонениям метрических признаков можно с уверенностью утверждать, что средние квадратические отклонения метрических признаков у бронзовки рябой имеют тенденцию к возрастанию при приближении к эпицентру воздушных эмиссий при пропорциональном уменьшении линейных размеров жуков (рис.5.2). Эта зависимость сохраняется в популяциях, расположенных на территориях, куда достигают промышленные выбросы по розе ветров. Это может быть следствием экстремальных и пессимальных условий развития вблизи источника воздушного загрязнения и на удалении от него в условиях сноса воздушных эмиссий по розе ветров, повышающих изменчивость жуков в популяциях.

Подобная тенденция наиболее ярко выражена в северном направлении. В северном направлении, на удалении в 5 км от городской черты, величины стандартного отклонения признаков бронзовок выше всего, что может быть результатом ухудшенных экологических условий для них.

В восточном направлении, подверженному меньшему влиянию воздушных промышленных выбросов, величины стандартного отклонения признаков изменяются незначительно и не имеют тенденцию к возрастанию. Здесь попу-

ляции находятся в более благоприятных условиях. По этой причине метрические признаки жуков здесь меньше подвержены изменчивости и возникает больше отличий при их сравнении с особями из других популяций, находящихся в худших экологических условиях.

Статистические ошибки стандартных отклонений на различных опытных участках варьируют незначительно, в пределах $\pm 0,04 \pm 0,12$, против $\pm 0,03$ в контрольной популяции.

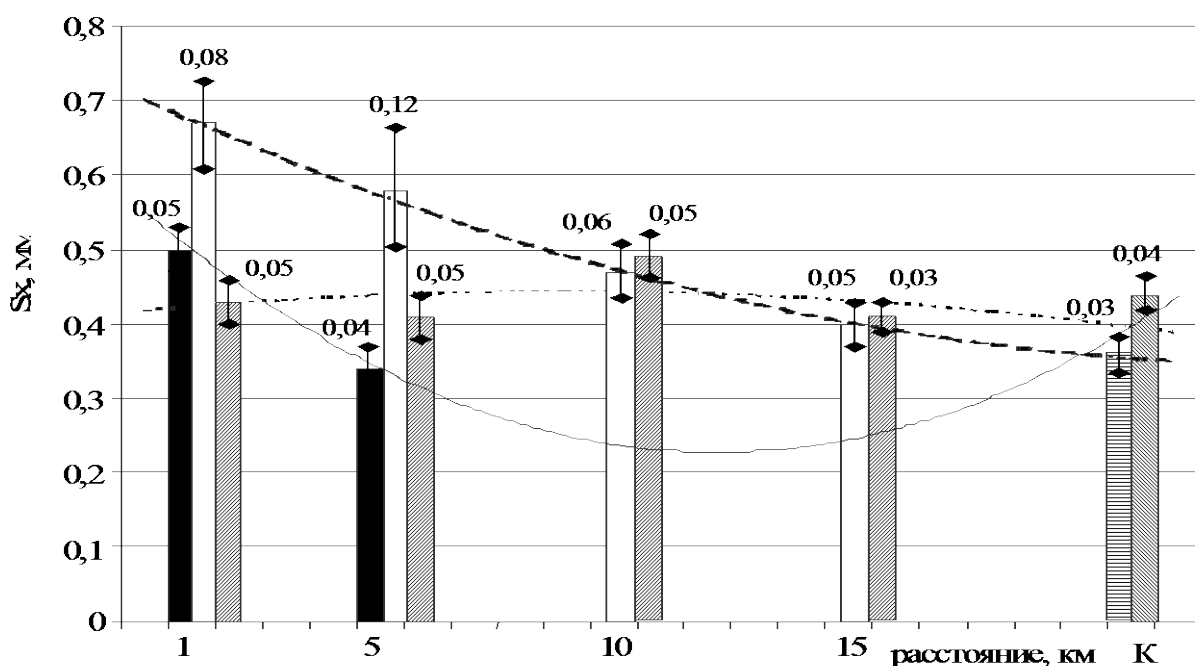


Рис. 5.2. Среднее стандартное отклонение метрических признаков популяций *O. furesta* (Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны

Обозначения:
 ■ - юго-западное направление
 □ - северное направление
 ▨ - восточное направление
 ▩ - д. Бессониha – К
 ▪ - д. Алгаево (Башкортостан) – К

Линии трендов:
 — юго-западное направление
 - - - северное направление
 ▨ - восточное направление
 ♦ - ошибка стандартного отклонения

При возрастании показателей, отражающих меру варьирования исследуемых величин (S_x) от периферии к эпицентру, возможно определяющее влияние фактора на морфологическую изменчивость модельных объектов. Это выражается через измельчение их общих и частных морфометрических параметров при приближении к эпицентру эмиссий в атмосферу.

Полученные нами результаты коррелируют с вышеуказанными доводами. Критериями оценки морфологической изменчивости популяций бронзовок в неблагоприятных экологических условиях, в окрестностях промышленного центра, могут служить величины стандартного отклонения метрических признаков: при удалении от промзоны до 5 км – А, Б, В, Г, И, К; до 15 км – А, И, К, М.

ГЛАВА 6. СТРУКТУРА МОРФОМЕТРИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ БРОНЗОВОК

6.1. Комплексный подход в изучении морфометрической изменчивости различных популяций

Признаки фенотипа образуют группы, связанные внутри себя разнообразными корреляциями. С генетической точки зрения это обусловлено интегрированностью определяющих их систем генов – единых в индивидуальном и историческом развитии (Шмальгаузен, 1960, 1982; Дубинин, 1948, 1976; Левонтин, 1978).

Необходимость изучения количественных признаков состоит в следующем: а) большинство важных с точки зрения морфологии и физиологии признаков – количественные; б) они являются биологическими “индикаторами среды”; в) за ними может стоять большое число генов, возможно, представляющих иную часть генома, чем локусы, выявляемые методами биохимической генетики. Адаптивность количественных признаков может маркировать процессы онтогенеза, коррелятивно отражающиеся на изменчивости количественных признаков. Число генотипических классов для количественных признаков достаточно велико, чтобы ограничиваться классическими методами генетического анализа, поэтому прибегают к биометрическим методам. Низкие значения оценок наследуемости еще не означают отсутствия генетической гетерогенности популяций по изучаемому количественному признаку. И тем более, это не означает гомозиготности по соответствующим полигенным локусам – они могут быть полиморфны, а особи – высокогетерозиготны по ним (Животовский, 1984).

Средние значения количественных признаков и их изменчивость различны в группах особей различных генотипов даже в пределах одной популяции. Обычно повышенная изменчивость связана с высокой гетерозиготностью.

Глубокое изучение взаимосвязей между количественными и полиморфными признаками должно опираться на анализ большого количества признаков.

Для этого необходимы статистические методы, имеющие дело с набором количественных признаков. Наиболее адекватными представляются сейчас методы многомерного статистического анализа.

В популяционно-генетических исследованиях важно изучать комплексы коррелирующих признаков. В смысле “корреляционных плеяд” лучше брать несколько признаков из каждой плеяды, поскольку информативность связи между признаками одной плеяды так же важна, как и между отдельными признаками из разных плеяд. Идентификация особей относительно популяционно-го распределения признаков более надежна с учетом корреляций между ними, чем на основе анализа каждого признака в отдельности.

В разных популяциях разные факторы могут по-разному влиять на разные признаки, что ведет к колебаниям параметров от популяции к популяции по каждому из признаков в отдельности. Однако, думается, что некое суммарное действие всех этих факторов на комплекс признаков может быть одинаковым для всех популяций, что должно выразиться в постоянстве обобщенных параметров. Одновременно обобщенные параметры имеют хорошие дифференцирующие свойства при сравнении популяций как одного, так и разных видов.

При анализе метрических признаков применяют методы, оперирующие со всем набором признаков одновременно, а именно, многомерный анализ. В дискриминантном анализе производится выделение переменных, которые наилучшим образом подтверждают заданное априори разбиение множества объектов на классы, затем, возможно, о построении правила отнесения объекта к классу. В факторном дискриминантном анализе находятся линейные комбинации объясняющих переменных, называемых дискриминантными факторными осями, проекции на которые классов априори заданного разбиения будут наиболее однородными и наиболее разнесенными друг от друга. Степень и характер индивидуальной (внутрипопуляционной) изменчивости количественных признаков геометрически определяется размерами эллипса рассеяния, его формой, а также расположением в пространстве относительно других эллипсов,

представляющих собой выборки из той же или из другой популяций (Айвазян и др., 1989).

6.2. Структура морфометрической изменчивости популяций бронзовок, локализованных в окрестностях г. Набережные Челны

В нашем исследовании для анализа комплекса морфометрических признаков мы пользовались дискриминантным анализом – статистическим методом, который позволяет изучать различия между двумя и более группами объектов по нескольким переменным одновременно (Дидэ, 1985). Он включает методы интерпретации межгрупповых различий и методы классификации наблюдений по группам. Последние связаны с получением одной или нескольких дискриминантных функций, зависящих от значения характеристик таким образом, что появляется возможность отнести каждый объект к одной из групп (Айвазян и др., 1989).

В качестве объектов выступают популяции бронзовки рябой с конкретным набором переменных – числом промеров по 12 морфометрическим признакам. Число групп равнялось 4, согласно локализации популяций на расстоянии в 1, 5, 10-15 км от источника загрязнения и контрольных. Таким образом, входящая матрица (табл. 6.1) включала 22 строки и 12 столбцов.

Таблица 6.1

Входящая матрица для многомерного анализа

Популя- ции	Морфометрические признаки												
	код	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М
1	1	10,65	12,49	4,8	9,84	4,14	19,76	6,41	1,43	7,89	18,42	1,55	4,4
2	1	10,54	19,96	5,35	10,43	4,32	20	6,3	1,38	8,04	18,36	1,08	4,37
3	2	5,98	6,7	2,91	5,11	2,31	11,76	3,6	0,78	4,48	10,26	1,5	2,4
4	2	5,93	6,64	3,05	5,43	2,39	11,72	3,3	0,67	4,55	9,55	1,41	2,45
5	2	6,07	6,75	2,88	5,2	2,36	11,99	3,67	0,73	4,61	9,74	1,52	2,44
6	2	9,81	11,9	4,44	9,29	4,4	23,06	6,39	1,28	8,46	17,72	1,01	2,93
7	2	10,27	12,26	4,43	9,17	4,04	20,92	5,71	1,46	8,08	17,04	0,8	2,76
8	2	5,01	6,89	2,82	5,6	1,99	11,57	3,61	0,82	4,75	8,49	0,37	1,49

(Продолжение таблицы 6.1)

9	2	6,69	8,41	3,81	6,6	2,32	14,53	4,17	0,87	6,63	11,08	0,41	2,15
10	3	5,88	7,2	3	5,68	1,94	11,58	3,47	0,57	4,94	9,03	0,54	1,83
11	3	9,09	10,16	4,08	8,43	3,38	17,76	5,75	1,25	6,92	14,52	0,93	2,44
12	3	6,06	6,71	2,88	5,2	2,36	11,73	3,47	0,78	4,54	9,98	1,47	2,42
13	3	6,38	6,84	3,06	5,26	2,49	12,3	3,71	0,81	4,82	10,33	1,58	2,6
14	3	6,07	7,1	3,02	5,63	2,5	12,28	3,41	0,72	4,84	9,66	1,54	2,48
15	3	9,09	10,16	4,08	8,43	3,38	17,76	5,75	1,25	6,92	14,52	0,93	2,44
16	3	4,8	7,14	2,93	5,96	2,14	12,27	2,78	0,68	5,48	5,4	0,42	1,43
17	3	5,15	6,44	2,53	4,74	1,85	10,37	3,08	0,54	4,78	9,08	0,47	1,58
18	3	5,88	7,2	3	5,68	1,94	11,58	3,47	0,57	4,94	9,03	0,54	1,83
19	4	6,23	7,4	3,23	6	2,28	13,55	3,54	0,61	5,93	9,25	0,55	1,53
20	4	5,97	6,84	3,03	5,26	2,34	11,91	3,34	0,72	4,67	9,99	1,48	2,48
21	4	5,99	6,57	2,91	5,45	2,45	11,48	3,05	0,68	4,63	9,28	1,34	2,54
22	4	8,24	9,85	3,91	7,68	3,36	15,72	4,84	1,03	6,4	13,7	1,45	3,31

Примечание: коды: 1 – контроль; 2 – 1 км; 3 – 5 км; 4 – 10-15 км

Многомерный анализ выполнялся пошаговым методом с толерантностью 0,01. Из 12 предложенных переменных в анализ было взято 5: лямда Вилкса составила 0,09 при $p < 0,0007$.

Анализ таблицы 6.2 показывает, что дискриминация идет, в первую очередь, по признаку М (длина наличника), то есть, именно, этот признак составляет большую долю в общей изменчивости комплекса признаков у исследуемых популяций. По этому же признаку наблюдается наибольшее разделение центроидов в пространстве. Далее по значимости следуют признаки: Л (длина отростка среднегруди), вносящий несколько меньший вклад в общую изменчивость признаков; и признаки К (длина 3-й пары конечностей), А (ширина тела в области углов элитр), З (ширина птеригия у основания), первый и последний из которых характеризуют локомоторные функции, а предпоследний – в целом ширину габитуса. Все представленные признаки характеризуются высоким уровнем толерантности и достоверным уровнем значимости представленных результатов. Отметим также, что отобранные признаки напрямую не коррелируют друг с другом.

Таблица 6.2

Суммарный дискриминантный функциональный анализ метрических признаков

Discriminant Function Analysis Summary (factor.sta) Step 5, N of vars in model: 5; Grouping: VAR1 (4 grps) Wilks' Lambda: ,09161 approx. F (15,39)=3,5848 p< ,0007						
N=22	Wilks' Lambda	Partial Lambda	F-remove (3,14)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
М	0,363212	0,252213	13,83623	0,00018	0,113129	0,886871
Л	0,20633	0,443983	5,844253	0,008349	0,210359	0,789641
К	0,12059	0,759656	1,476463	0,263761	0,040763	0,959237
А	0,132159	0,693154	2,065842	0,150878	0,027305	0,972695
З	0,114699	0,798671	1,176372	0,354046	0,106717	0,893283

Данные в таблицах 6.3 и 6.4 представляют уровни значимости дискриминации. Как видно, степень разделения центроида по контрольным популяциям имеет высокое разрешение, остальные центроиды несколько перекрываются в большей или меньшей степени.

Таблица 6.3

Уровни значимости дискриминации

F-values; df = 5,14 (factor. sta)				
Var.1	Контроль	1 км	5 км	10-15 км
Контроль	--	8,385515	9,912215	6,833894
1 км	8,385515	--	1,354819	1,315122
5 км	9,912215	1,354819	--	0,533443
10-15 км	6,833894	1,315122	0,533443	--

Таблица 6.4

Уровни значимости разрешения

p-levels (factor.sta)				
Var.1	Контроль	1 км	5 км	10-15 км
Контроль	--	0,000757	0,000325	0,00201
1 км	0,000757	--	0,298958	0,313288
5 км	0,000325	0,298958	--	0,747752
10-15 км	0,00201	0,313288	0,747752	--

Резюме пошагового анализа (табл. 6.5) подтверждает наибольшую разрешающую способность признака М. Достоверность дискриминации при этом составляет 0,0002, последняя падает на 4 шаге, и по признакам А и З, она в данном случае наименьшая.

Таблица 6.5

Суммарный пошаговый анализ

Summary of Stepwise Analysis (factor.sta)							
Variable Enter/Remove	Step	F to entr/rem		df 1	df 2		p-level
М	1	11,39911		3	18		0,000202
Л	2	2,677798		3	17		0,079896
К	3	3,618203		3	16		0,03629
А	4	1,082259		3	15		0,386593
З	5	1,176372		3	14		0,354046
Variable Eter/Remove	Step	No. of vars. in	Lambda	F-value	df 1	df 2	p-level
М	1	1	0,344845	11,39911	3	18	0,000201767
Л	2	2	0,234182	6,043174	6	34	0,000221151
К	3	3	0,139526	5,412831	9	39,0904	8,25143E-05
А	4	4	0,114699	4,221013	12	39,97777	0,00027588
З	5	5	0,091607	3,58483	15	39,04923	0,00067476

В таблице 6.6 приведена классификационная матрица, отражающая процент согласия приведенной нами группировки данных с данными дискриминантного анализа. Видно, что контрольные популяции однозначно выделены в отдельный класс (процент согласия – 100). Процент согласия по другим выборкам варьирует. Несколько меньший, но достаточно высокий процент согласия имеют популяции, расположенные на удалении в 1 км от промзоны (71,43) и в 5 км (88,89). Наименьшая дискриминация показана для класса 4 (популяции 10-15-ти километровых зон), что объясняется, по-видимому, тем, что популяции бронзовок, располагающиеся на этих территориях, обитают в схожих условиях – в зоне среднего (пессимального) влияния техногенного фактора. К тому же условия обитания для бронзовок здесь более близки к оптимальным и отлича-

ются от имеющихся вблизи промышленного центра. В целом, результаты дискриминации показывают хороший уровень достоверности – 77%.

Таблица 6.6

Классификационная матрица согласия группировок (%)

Classification Matrix (factor.sta) Rows: Observed classifications Columns: Predicted classifications					
Group	Percent Correct	Контроль p =,09091	1 км p =,31818	5 км p =,40909	10-15 км p =,18182
Контроль	100	2	0	0	0
1 км	71,42857	0	5	2	0
5 км	88,88889	0	1	8	0
10-15 км	50	0	0	2	2
Total	77,27273	2	6	12	2

Развернутый анализ по согласию дискриминации дан в таблице 6.7, из которой видно, что число инкорректных случаев дискриминации в группах 1 и 10-15 км зон одинаково. Биологический анализ просматриваемых случаев показывает, что они относятся к различным популяциям, расположенным в северном направлении от промышленного центра. В этом направлении от городской черты располагается лесной массив "Корабельная роща". Видимо, лесной массив оказывает буферное воздействие на воздушные эмиссии и, поэтому эффект морфометрической изменчивости жуков несколько снижается. Поэтому, при дискриминации морфометрической структуры популяций бронзовок, "северные" популяции были отнесены к нетипичным случаям, т.е. – к популяциям, несколько отличающимся от популяций, расположенных в "подфакельном пространстве".

Таблица 6.7

Развернутый анализ по согласию дискриминации

Classification of Cases (factor.sta) Incorrect classifications are marked with *					
Case	Observed Classif.	1 p =,09091	2 p =,31818	3 p =,40909	4 p =,18182
1	Контроль	Контроль	10-15 км	1 км	5 км
2	Контроль	Контроль	10-15 км	1 км	5 км
3	1 км	1 км	5 км	10-15 км	Контроль
*4	1 км	5 км	10-15 км	1 км	Контроль
*5	1 км	5 км	10-15 км	1 км	Контроль
6	1 км	1 км	5 км	10-15 км	Контроль
7	1 км	1 км	5 км	10-15 км	Контроль
8	1 км	1 км	5 км	10-15 км	Контроль
9	1 км	1 км	5 км	10-15 км	Контроль
10	5 км	5 км	10-15 км	1 км	Контроль
11	5 км	5 км	1 км	10-15 км	Контроль
12	5 км	5 км	1 км	10-15 км	Контроль
13	5 км	5 км	1 км	10-15 км	Контроль
14	5 км	5 км	10-15 км	1 км	Контроль
15	5 км	5 км	1 км	10-15 км	Контроль
16	5 км	5 км	10-15 км	1 км	Контроль
*17	5 км	1 км	5 км	10-15 км	Контроль
18	5 км	5 км	10-15 км	1 км	Контроль
*19	10-15 км	5 км	10-15 км	1 км	Контроль
*20	10-15 км	5 км	1 км	10-15 км	Контроль
21	10-15 км	10-15 км	5 км	1 км	Контроль
22	10-15 км	10-15 км	1 км	5 км	Контроль

Расстояния между центроидами рассеяния в целом и отдельно по каждой из популяций представлены в таблицах 6.8 и 6.9. Анализ показывает, что наибольшее расстояние наблюдается между группой «контроль» и всеми остальными. Наиболее приближены по структуре центроиды, характеризующие группы 5-ти и 10-15-ти километровых зон. Это становится понятным, если учесть, что популяции расположены на этих расстояниях последовательно и образуют средние звенья такого ряда. Построчный анализ некорректных случаев дискриминации (табл. 6.9) выявляет отличия "северных" популяций, объяснения которым приводилось выше.

Таблица 6.8

Разброс центров центроидов в пространстве

Squared Mahalanobis Distances (factor.sta)				
VAR1	Контроль	1 км	5 км	10-15 км
Контроль	0,0000	62,89137	71,68655	58,57623
1 км	62,89137	0,0000	2,54029	4,22718
5 км	71,68655	2,54029	0,0000	1,57175
10-15 км	58,57623	4,22718	1,57175	0,0000

Таблица 6.9

Построчный анализ разброса центроидов отдельных популяций в пространстве

Squared Mahalanobis Distances from Group Centroides Incorrect classifications are marked with *					
Case	Observed Classif.	Контроль p =,09091	1 км p =,31818	5 км p =,40909	10-15 км p =,18182
1	Контроль	1,11356	40,85717	47,34633	37,63615
2	Контроль	1,11356	64,28311	72,18609	60,44299
3	1 км	65,80026	2,30211	4,17510	5,61810
*4	1 км	53,00085	3,53092	1,72082	0,53141
*5	1 км	61,35284	3,42628	1,69470	1,72014
6	1 км	49,55819	5,12248	10,46186	10,82974
7	1 км	50,37009	4,77138	6,88284	9,29985
8	1 км	76,79311	9,59027	15,70445	22,04197
9	1 км	36,17741	4,11332	6,76590	7,02573
10	5 км	57,39170	7,87957	3,43270	2,99288
11	5 км	66,20567	5,02613	3,65790	6,85367
12	5 км	60,71220	1,92668	2,22034	3,07524
13	5 км	55,31887	2,76745	2,13722	1,91397
14	5 км	59,11256	3,92029	1,79250	1,34748
15	5 км	66,20567	5,02613	3,65790	6,85367
16	5 км	71,61203	15,83452	9,81093	13,39618
*17	5 км	71,01232	5,53450	6,94690	9,23691
18	5 км	57,39170	7,87957	3,43270	2,99288
*19	10-15 км	90,18774	13,96727	6,54017	8,99196
*20	10-15 км	55,87862	2,09194	2,300925	1,99571
21	10-15 км	42,87162	5,74133	3,18617	0,79730
22	10-15 км	20,59311	9,86088	10,93533	6,04204

В таблице 6.10 приведены статистические различия центроидов в пространстве. Видно, что все 5 взятых переменных эффективно участвуют в разли-

чении классов: после определения первой дискриминантной функции лямда Вилкса имеет очень малое значение при высоком уровне значимости. При $k = 1$ лямда Вилкса все еще мала, а при $k = 2$ сильно возрастает, что говорит о том, что оставшуюся информацию о классах искать не стоит.

Таблица 6.10

Расстояния центроидов в пространстве

Chi-Square Tests with Successive Roots Removed (factor.sta)						
Roots Removed	Eigen-value	Canonical R	Wilks' Lambda	Chi-Sqr.	df	p-level
0	5,503729	0,919914	0,091607	39,43913	15	0,000554
1	0,578384	0,605343	0,595786	8,544925	8	0,382157
2	0,063402	0,244175	0,940378	1,014302	3	0,797791

Матрица факторной структуры дана в таблице 6.11. Видно, что по первой дискриминантной функции позиции переменных примерно равны, за исключением переменной Л, которая занимает главенствующее положение только при вычислении третьей дискриминантной функции. По второй дискриминантной функции позиции переменных М и Л незначительны, и первостепенное положение они занимают также при вычислении третьей дискриминантной функции.

Таблица 6.11

Матрица факторной структуры

Factor Structure Matrix (factor.sta) Correlations Variables - Canonical Roots (Pooled-within-groups correlations)			
Variable	Root 1	Root 2	Root 3
М	-0,58564	0,044326	0,418273
Л	-0,0977	-0,10858	0,710225
К	-0,34434	0,310135	0,028594
А	-0,32213	0,188362	-0,13736
З	-0,29197	0,377791	-0,27963

Такой вклад переменной L сказывается и на разделении популяций на плоскости в случае использования разных пар дискриминантных функций, что показано на рисунках 6.1-6.3.

Экологическая интерпретация такого феномена может быть следующая.

Результаты дискриминантного анализа представлены в таблицах 6.2-6.11 и на рисунках 6.1-6.3. Как видно на рисунках, в поле двух дискриминантных осей четко различается расположение меток, характеризующих морфометрическую структуру контрольных популяций. Метки популяций, находящихся в зоне эмиссий, занимают отдельные положения в пространстве – центроиды популяционных группировок обособлены, причем происходит их некоторое перекрывание на плоскости. При дискриминации структуры морфометрической изменчивости различных популяций по первым двум функциям (рис. 6.1.) выявляется четкое последовательное расположение группировок популяций с наложением центроидов друг на друга на плоскости, что говорит о последовательном характере изменчивости морфометрической структуры группировок популяций, расположенных на различном удалении от центра эмиссий, т.е. – в условиях различной степени давления фактора (-ов). Причем, популяции, удаленные на 10-15 км от промышленного центра, по морфометрической структуре больше приближены к контрольным популяциям, что является вполне ожидаемым. На остальных рисунках (рис. 6.2, 6.3) представлены проекции положений группировок популяций относительно друг друга под различными углами в многомерном пространстве при вычислении 1, 3-й и 2, 3-й дискриминантных функций. Причем центроиды таких группировок также четко обособляются в пространстве.

Обобщая результаты дискриминантного анализа, можно отметить следующее:

- популяции бронзовок, обитающие в условиях промышленного загрязнения среды, четко отличаются по морфометрической структуре от популяций, локализованных на относительно "экологически чистых" территориях; между

ними также существуют отличия, вызванные различной степенью воздействия фактора;

– из изученных морфометрических признаков бронзовок наиболее информативными в плане индикации являются признаки М, Л, К, А, З, так как дискриминация популяционных группировок, в первую очередь, осуществлялась по этим признакам.

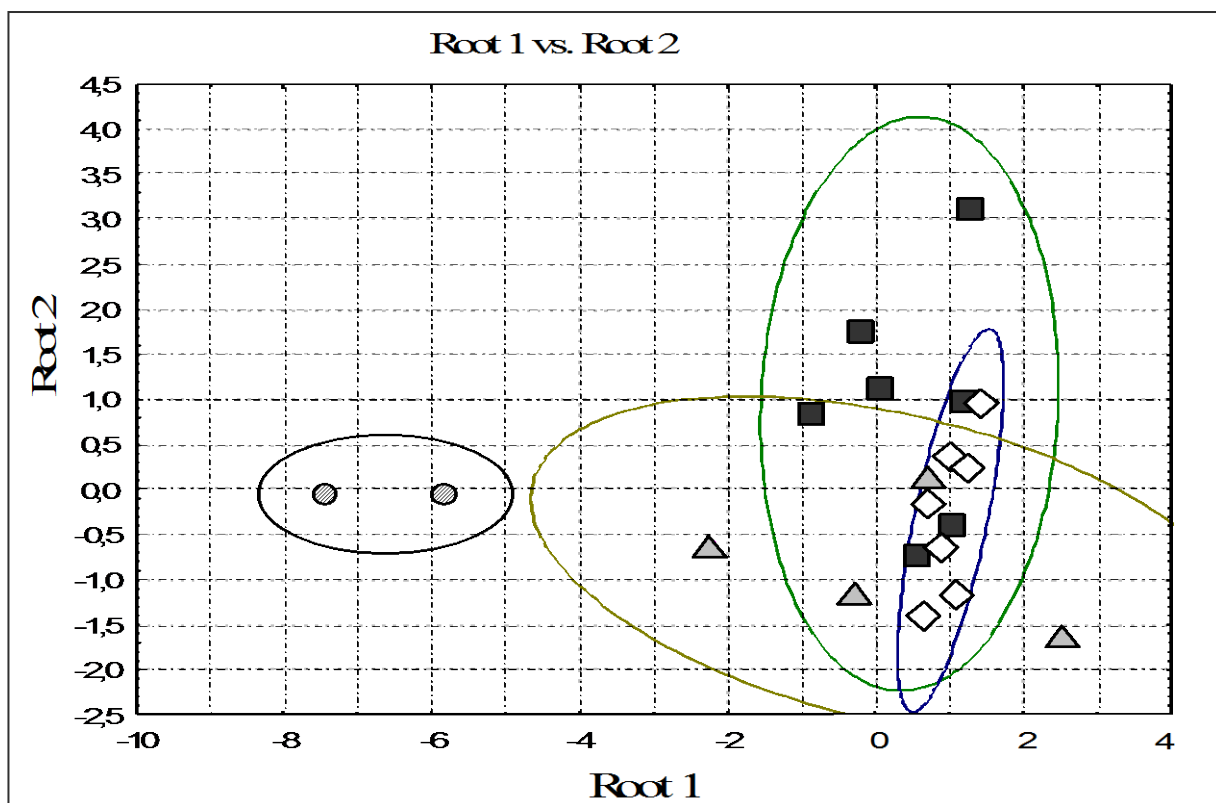


Рис. 6.1. Положение популяций бронзовки рябой (*O. funesta* (Poda.)) по комплексу 12 морфометрических признаков при вычислении 1 и 2 дискриминантных функций

Обозначения:

- популяции, удаленные от промышленного центра на 1 км;
 ◇ -... на 5 км; ▲ -... на 10-15 км; ⊗ -... контроль

Эти признаки жуков имеют для них важное биологическое и функциональное значение. Морфометрический признак М (длина наличника), являющийся ведущим при дискриминантном анализе, характеризует размеры головной капсулы. У жуков, локализованных вблизи промышленного центра, наличник уменьшен (табл. П.2, П.3). У бронзовок он сросшийся с лобной частью,

расширенный и удлинённый, и с остальными частями головы образует монолитную головную капсулу. Наличник у бронзовок служит органом рытья при закапывании в грунт, а также для раздвигания частей цветка при питании. В ненастную или дождливую погоду жуки зарываются в верхние слои почвы. Особую роль этот орган выполняет в период размножения при откладке яиц в почву, для чего самки используют наличник для рытья.

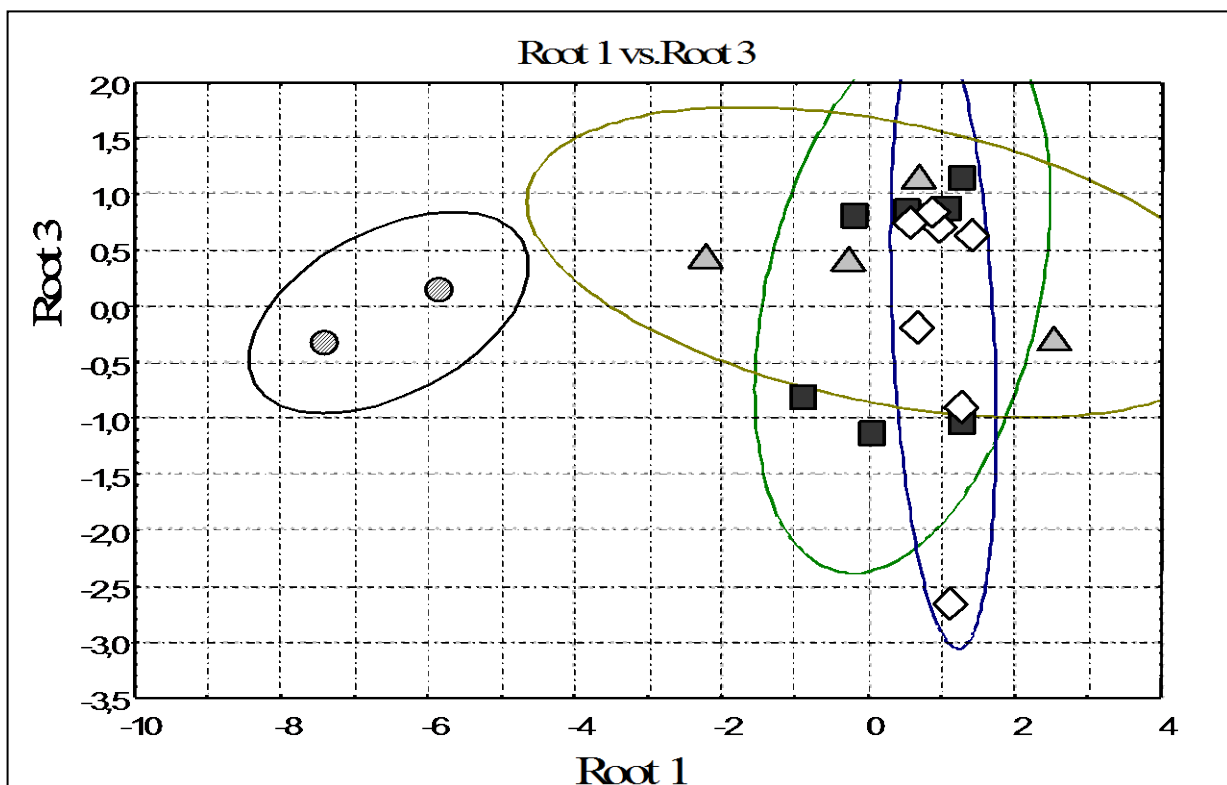


Рис. 6.2. Положение популяций бронзовки рябой (*O. funesta* (Poda.)) по комплексу 12 морфометрических признаков при вычислении 1 и 3 дискриминантных функций

Обозначения:

- популяции, удаленные от промышленного центра на 1 км;
 ◇ -... на 5 км; △ -... на 10-15 км; ⊗ -... контроль

Следующий немаловажный при дискриминации морфологический признак Л (длина отростка среднегруди) у бронзовок является видоспецифичным и в отличие от других групп жесткокрылых направлен вперед. У жуков, обитающих в неблагоприятных условиях среды, отросток среднегруди в большинстве популяций увеличен (табл. П.2, П.3). До сих пор не имеется каких-либо литературных данных о функциональном назначении этого органа у бронзовок. Ве-

роятно, отросток среднегруди является фиксатором для стернита переднегруди. Такое предположение можно объяснить с точки зрения биомеханики особенностью полета бронзовок.

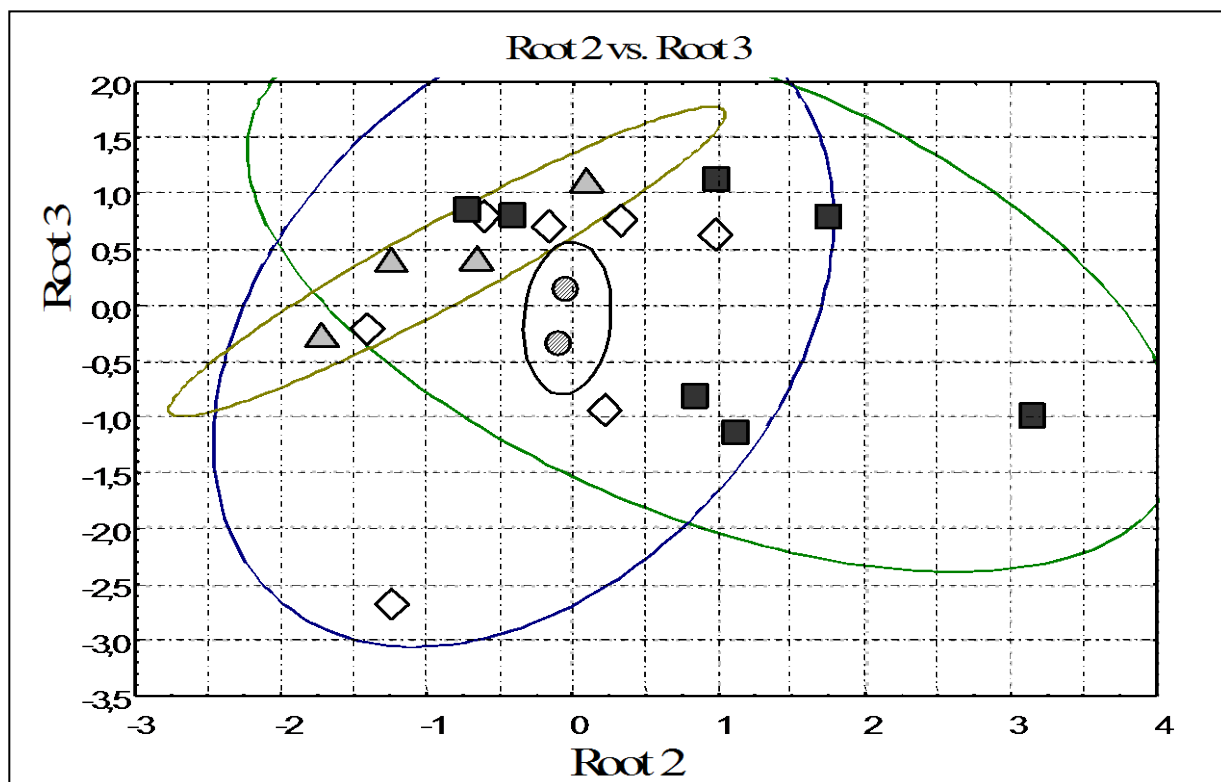


Рис. 6.3. Положение популяций бронзовки рябой (*O. funesta* (Poda.)) по комплексу 12 морфометрических признаков при вычислении 2 и 3 дискриминантных функций

Обозначения:

- популяции, удаленные от промышленного центра на 1 км;
- ◇ -... на 5 км; △ -... на 10-15 км; ● -... контроль

Бронзовки – единственная группа среди жесткокрылых и среди всех насекомых, которые в полете не раскрывают надкрылий. Латеральные края элитры имеют вырезки, позволяющие выпускать крылья из-под надкрылий для полета, что позволяет бронзовкам быстро и без излишних затрат энергии взлетать не раскрывая их. Эта особенность при открытом питании на растениях позволяет бронзовкам затрачивать меньше времени для избегания хищников. Среднегрудь несет пару крыльев и в полете здесь располагается центр тяжести тела. Вероятно, в полете переднегрудь, несущая надкрылья, наклоняясь, опирается на отросток среднегруди, что усиливает фиксацию надкрылий, которые

лишь слегка приподнимаются над брюшком, не раскрываясь. Таким образом, этот орган может служить фиксатором, пассивно ограничивающим полное приподнимание и раскрытие элитр в полете.

Признак К (длина 3-й пары конечностей) является локомоторным органом: служит для передвижения по субстрату, а также как и остальные конечности вместе с головной капсулой – для рытья. Кроме того, задние конечности могут способствовать укладке крыльев под надкрылья при приземлении. Этот признак в популяциях, расположенных вблизи промышленного центра, уменьшен (табл. П.2, П.3).

Признак А (ширина тела в области углов элитр), как уже отмечалось выше, характеризует ширину габитуса жука. Так как надкрылья функционально связаны с крыльями, то первые имеют непосредственное отношение к локомоции. Габитус жуков вблизи центра эмиссий расширен (табл. П.2, П.3).

Признак З (ширина птеригия у основания) непосредственно связан с функцией полета, и его ширина напрямую влияет на полетные способности жуков. Не смотря на удлинение крыловой пластинки в популяциях жуков вблизи промзоны, его основание в большинстве случаев уже, чем в контрольных и популяциях, находящихся в пессимальных условиях (10-15 км) (табл. П.2, П.3).

Таким образом, дискриминантный анализ по морфометрическим признакам вычленил из всей их совокупности признаки, определяющие отличия популяций бронзовок на территориях с различной интенсивностью загрязненности воздушными эмиссиями, и имеющие для них важное биологическое значение. Таковыми являются у бронзовок признаки, выполняющие прямо или косвенно локомоторные функции: служащие для рытья и для полета. Эти признаки имеют адаптивную ценность для популяций бронзовок и влияют на миграционные способности жуков. У бронзовок из всей совокупности изученных признаков, признаки М, Л, К, А и З, которые вносят весомый вклад в морфометрическую изменчивость популяций и свидетельствуют о неблагополучии состояния окружающей среды, можно использовать как индикаторные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашей работе был рассмотрен материал по соотношению полов и морфометрической изменчивости в популяциях бронзовки рябой (*Oxythyrea funesta* Poda.). Исследованные популяции бронзовок были локализованы в окрестностях крупного промышленного центра – г. Набережные Челны, с развитыми топливно-энергетическим, машиностроительным, химическим и другими отраслями. Воздушные эмиссии от предприятий города оказывают значительное воздействие на среду обитания живых организмов, в том числе и на биологию бронзовки рябой. В районе исследования в 1999-2000 гг. преобладали ветра северных, западных и южных румбов, которые определяли направления основных потоков воздушных эмиссий. Адекватно половым и морфометрическим изменениям, происходящим в популяциях бронзовок, конфигурация области загрязнения среды в районе исследования близка к эллипсу и совпадает с розой ветровых нагрузок. В этой области четко выделяются три зоны с различной степенью атмосферного воздействия поллютантов на местообитания бронзовок.

Вид, относящийся к семейству пластинчатоусых жуков (*Scarabaeidae*), и который использовался как модельный объект, является типичным фитофагом с моновольтинным типом развития в условиях умеренных широт. Имаго бронзовок являются флоссо- и филлофагами, а ювенильные фазы – ризофагами травянистых и кустарниковых растений. Влияние воздушных эмиссий на биологию бронзовок происходит опосредованно через трофическую цепь. Корни растений аккумулируют больше всего различных ксенобиотиков, которые через ювенильные фазы развития бронзовок оказывают влияние на соотношение полов и морфологическую структуру их популяций. Степень аккумуляции этих веществ и в зависимости от этого популяционная изменчивость жуков зависимы от удаленности до промышленного центра и направления потоков воздушных эмиссий.

Исследование показало, что большей изменчивости подвергаются популяции, расположенные в непосредственной близости от источников эмиссий и на удаленных территориях, где происходит адсорбция промышленных выбросов, т.е. с "подветренной" стороны. Неблагоприятные условия обитания ведут к отклонениям от средних устоявшихся величин, характерных для контрольных популяций, и возникновению повышенной изменчивости жуков. Установление такого положения выражается в изменении соотношения полов в популяциях, уменьшении линейных размеров жуков и увеличении размаха морфологической изменчивости.

Для контрольных популяций бронзовок характерно оптимально равновесное соотношение полов 1 : 1 при достаточно высокой численности особей. В популяциях, находящихся в экстремальных и пессимальных условиях обитания численность особей снижена в 2 раза и более, и здесь преобладают самцы (1 : 3). Такое положение ведет к уменьшению гетерозиготности популяций, но, видимо, является адаптивным механизмом, повышающим вероятность сохранения в них стационарности численности особей. В наиболее благоприятных условиях находятся популяции, локализованные в восточном направлении от г. Набережные Челны, где влияние атмосферных загрязнителей минимально. В 10 км от промзоны на этом направлении соотношение полов уже оптимально равновесно. На остальных направлениях такое положение возникает на более удаленных расстояниях, так как здесь все еще высоко влияние воздушных эмиссий, сносимых в этих направлениях по розе ветров.

Средние линейные размеры жуков закономерно уменьшаются при приближении к эпицентру воздушных эмиссий. Жуки из популяций, расположенных в непосредственной близости от центра выбросов, почти в два раза меньше размерами по сравнению с жуками из контрольной популяции. Во всех популяциях, располагающихся в "подфакельном пространстве", линейные размеры меньше и остаются практически неизменными вплоть до максимально исследованных расстояний от промышленного центра, т.е. до 15 км. В восточном же

направлении от промзоны, где расположено АО "КамАЗ", популяции бронзовок находятся в более благоприятных условиях, – это выражается в том, что жуки имеют бóльшие линейные размеры.

В северном и юго-западном направлениях при приближении к промышленному центру линейные размеры жуков уменьшаются, что пропорционально связано с возрастанием стандартного отклонения и коэффициентов вариации их признаков. В восточном же направлении, менее подверженном техногенному влиянию, метрические признаки жуков изменяются меньше.

Кроме того, выражена тенденция изменения двух индексов метрических признаков в зависимости от удаленности до промышленного центра. Уменьшение индекса Б/В при приближении к эпицентру воздушных эмиссий по горизонтам света свидетельствует о незначительном уменьшении длины надкрылья. Данный факт означает, что бронзовки из популяций, локализованных в непосредственной близости от промышленного центра, имеют относительно широкие элитры. Индекс Е/Ж, отражающий размеры крыловой пластинки, при приближении к промышленному центру имеет явственную тенденцию к возрастанию. Это свидетельствует о соотносительном удлинении птеригия бронзовок, популяции которых находятся в неблагоприятных экологических условиях. Вероятно, относительное удлинение крыловой пластинки имеет адаптивное значение и повышает миграционные способности жуков в поисках лучших местобитаний.

Таким образом, габитус бронзовок, локализованных вблизи промышленного центра, характеризуется тем, что жуки имеют относительно широкие надкрылья и удлиненные крылья, и меньшие размеры по сравнению с популяциями, находящимися в более благоприятных условиях.

Многофакторный дискриминантный анализ изменчивости морфометрических признаков исследованных популяций позволил сделать следующие обобщения:

а) популяции бронзовок, обитающие вблизи промышленного центра, где существует экологическая напряженность среды, четко отличаются по морфометрической структуре от популяций, локализованных на относительно "экологически чистых" территориях; кроме того, между разноудаленными от эпицентра эмиссий популяциями также существуют отличия, связанные с различной интенсивностью загрязнения среды;

б) из всего комплекса изученных морфометрических признаков бронзовок наиболее информативными в плане индикации являются признаки М, Л, К, А, З, так как дискриминация популяционных группировок, в первую очередь, осуществлялась по этим признакам; эти признаки имеют для бронзовок важное биологическое и экологическое значение – выполняют функции рытья и полета. Вышеуказанные метрические признаки свидетельствуют о неблагополучии состояния окружающей среды вблизи промышленного центра и их можно использовать как индикаторные.

При изучении влияния воздушных эмиссий на популяционную структуру следует обращать внимание на живые организмы, которые питаются, прежде всего, корнями растений и получают при этом непосредственно значительные дозы токсикантов. Общеизвестно, что ксенобиотики, содержащиеся в промышленных выбросах, выпадая в виде кислотных дождей, вовлекаются в круговорот веществ растениями и переносятся далее по цепям питания фитофагами, в частности, – ризофагами. Ювенильные фазы бронзовок являются ризофагами, поэтому можно полагать что, в первую очередь, именно через них происходит аккумуляция техногенных соединений в теле личинок, популяции которых локализуются вблизи источников воздушных эмиссий. Дополнительное питание цветками и молодыми листьями в этих условиях, необходимое самкам для созревания яиц, вносит в их тело новые порции техногенных соединений, которые изменяют метаболизм и развитие новых генераций жуков.

Материалы работы о сдвигах в морфометрической структуре популяций бронзовок под действием воздушных эмиссий могут непосредственно быть ис-

пользованы при биоиндикации загрязнения окружающей среды в районах крупных индустриальных центров.

Показанная в работе повышенная изменчивость метрических признаков у жуков, обитающих в зоне промышленных выбросов, должна учитываться при проведении работ систематического плана (составление определителей, кадастров и пр.).

В современном состоянии вся территория республики входит в пределы ареала бронзовки рябой, которая является лесостепным видом, обитающим в мезофитных стациях интразональных ландшафтов, лесополос, лесных опушек, зарослей кустарников и садов.

ВЫВОДЫ

1. Вблизи промышленного центра в популяциях бронзовок преобладают самцы, что свидетельствует об экологическом неблагополучии среды обитания.

2. Линейные размеры жуков в условиях загрязнения среды имеют тенденцию к уменьшению, т.е. в экстремальных условиях в популяциях возрастает морфометрическая изменчивость. При этом происходит изменение габитуса отдельных органов, что имеет приспособительное значение для выживания.

3. Вблизи эпицентра воздушных эмиссий происходит возрастание размаха изменчивости по мерным признакам, что повышает адаптационный потенциал популяций.

4. В условиях загрязнения среды в популяциях происходит изменение морфометрической структуры. Из всего комплекса изученных морфометрических признаков бронзовок наиболее информативными являются длина наличника, длина отростка среднегруди, длина 3-й пары конечностей, ширина тела в области углов элитр и ширина птеригия у основания – признаки, имеющие важное биологическое и экологическое значение, выполняющие функции рытья

и полета. Изменения вышеуказанных метрических признаков свидетельствуют о напряженном экологическом состоянии среды и их можно использовать как индикаторные.

5. Распространенность вида на изученной территории широкая и численность особей в популяциях достаточно высока, вполне обеспечивающая воспроизводство популяций на стационарном уровне. Вид является вполне обычным, встречающимся в течение всего малого вегетационного периода. На подходящих биотопах образует локальные массовые скопления. Ареал данного вида за последние сорок лет вышел за пределы Республики Татарстан.

Данные о состоянии популяций этого вида позволяют рекомендовать исключение его из списков редких и исчезающих видов, занесенных в Красную книгу Республики Татарстан.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1*

Сравнение метрических признаков бронзовки рябой
(*O. funesta* Poda.) в контрольной популяции с жуками из популяций,
локализованных в окрестностях г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

№ пп	Расстояние, направление, опытный участок	Метрические признаки												
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	О
1	Бессониха (Контроль) / Алтаево (Башкортостан), № 1		↓	↓	↓	↓			↑	↓		↑		↓
2	Бессониха / 1 км, Ю-З, № 2	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑		↑	↑
3	Бессониха / 5 км, Ю-З, № 3	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑		↑	↑
4	Бессониха / 1 км, Север, № 4	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑
5	Бессониха / 5 км, Север, № 5	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑		↑	↑
6	Бессониха / 10 км, Север, № 7	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑		↑	↑
7	Бессониха / 15 км, С-В, № 8	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑
8	Бессониха / 1 км, Восток, № 9	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑		↑	↑
9	Бессониха / 5 км, Восток, № 10	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑		↑	↑
10	Бессониха / 10 км, Восток, № 11	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑
11	Бессониха / 15 км, Восток, № 12	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑

* Примечание:

Символ "↑" обозначает статистически достоверно увеличенное значение сравниваемых величин; символ "↓" – достоверно уменьшенное; О – общее значение всех признаков в популяциях.

Таблица 2*

Сравнение метрических признаков в популяциях бронзовки рябой
(*O. funesta* Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны
(1999-2000 гг.)

№ пп	Расстояние, направление, опытный участок	Метрические признаки												
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	О
1	1 км, Ю-З, № 2 / 1 км, С., № 4				↓				↑		↑			
2	1 км, Ю-З, № 2 / 1 В., № 9	↓							↑		↑			
3	1 км, Ю-З, № 2 / 5 км, Ю-З., № 3	↓												
4	1 км, Ю-З, № 2 / 5 км, С., № 5	↓				↓							↓	
5	1 км, Ю-З, № 2 / 5 км, В., № 10	↓	↓		↓	↓	↓	↑	↑	↓	↑			
6	1 км, Ю-З, № 2 / 10 км, С., № 7	↓						↑	↑	↓				
7	1 км, Ю-З, № 2 / 10 км, В., № 11	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓
8	1 км, Ю-З, № 2 / 15 км, С-В., № 8	↓			↓	↓		↑	↑		↑	↑		
9	1 км, Ю-З, № 2 / 15 км, В., № 12	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
10	1 км, С., № 4 / 5 км, Ю-З., № 3	↓							↓					
11	1 км, С., № 4 / 5 км, С., № 5	↓							↓		↓	↓	↓	
12	1 км, С., № 4 / 5 км, В., № 10	↓	↓							↓		↓		
13	1 км, С., № 4 / 10 км, С., № 7	↓												
14	1 км, С., № 4 / 10 км, В., № 11	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓
15	1 км, С., № 4 / 15 км, С-В., № 8	↓												
16	1 км, С., № 4 / 15 км, В., № 12	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓
17	1 км, В., № 9 / 5 км, Ю-З., № 3							↑	↓					
18	1 км, В., № 9 / 5 км, С., № 5												↑	
19	1 км, В., № 9 / 5 км, В., № 10		↓		↓	↓		↑		↓				
20	1 км, В., № 9 / 10 км, С., № 7							↑						
21	1 км, В., № 9 / 10 км, В., № 11	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓
22	1 км, В., № 9 / 15 км, С-В., № 8						↑	↑				↑	↑	
23	1 км, В., № 9 / 15 км, В., № 12	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓

* Примечание:

Обозначения те же, что и в таблице 1

Таблица 3*

Сравнение метрических признаков в популяциях бронзовки рябой
(*O. funesta* Poda.), локализованных в окрестностях г. Набережные Челны
(1999-2000 гг.)

№ пп	Расстояние, направление, опытный участок	Метрические признаки												
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	О
1	5 км, Ю-З, № 3 / 5 км, С., № 5	↓										↓	↓	
2	5 км, Ю-З, № 3 / 5 км, В., № 10		↓	↓	↓	↓	↓		↑					
3	5 км, Ю-З, № 3 / 10 км, С., № 7			↓					↑					
4	5 км, Ю-З, № 3 / 10 км, В., № 11	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓
5	5 км, Ю-З, № 3 / 15 км, С-В., № 8							↑	↑		↑	↑		
6	5 км, Ю-З, № 3 / 15 км, В., № 12	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓
7	5 км, С., № 5 / 5 км, В., № 10										↑		↑	
8	5 км, С., № 5 / 10 км, С., № 7											↑	↑	
9	5 км, С., № 5 / 10 км, В., № 11	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↑	↓	↓
10	5 км, С., № 5 / 15 км, С-В., № 8	↑						↑	↑		↑	↑		
11	5 км, С., № 5 / 15 км, В., № 12	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓
12	5 км, В., № 10 / 10 км, С., № 7		↑		↓	↑				↑				
13	5 км, В., № 10 / 10 км, В., № 11	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓
14	5 км, В., № 10 / 15 км, С-В., № 8		↑				↑	↑		↑	↑	↑		↑
15	5 км, В., № 10 / 15 км, В., № 12	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓
16	10 км, С., № 7 / 10 км, В., № 11	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
17	10 км, С., № 7 / 15 км, С-В., № 8						↑	↑			↑	↑		
18	10 км, С., № 7 / 15 км, В., № 12	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↑	↓	↓
19	10 км, В., № 11 / 15 км, С-В., № 8	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑	↑
20	10 км, В., № 11 / 15 км, В., № 12			↓		↓	↓		↑	↓	↓	↑	↑	
21	15 км, С-В., № 8 / 15 км, В., № 12	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	=	↓

* Примечание:

Обозначения те же, что и в таблице 1

Таблица 4*

Сравнение коэффициентов вариации метрических признаков бронзовки рябой (*O. funesta* Poda.) в контрольной популяции с жуками из популяций, локализованных в окрестностях г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

№ пп	Расстояние, направление, опытный участок	Метрические признаки												
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	О
1	Бессониха (Контроль) / Алтаево (Башкортостан), № 1			↓		↓			↓			↓	↓	↓
2	Бессониха / 1 км, Ю-З, № 2	↓	↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
3	Бессониха / 5 км, Ю-З, № 3		↓	↓				↓		↓	↓	↓	↓	↓
4	Бессониха / 1 км, Север, № 4		↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓
5	Бессониха / 5 км, Север, № 5		↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓
6	Бессониха / 10 км, Север, № 7	↓	↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓		↓
7	Бессониха / 15 км, С-В, № 8		↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
8	Бессониха / 1 км, Восток, № 9		↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
9	Бессониха / 5 км, Восток, № 10		↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
10	Бессониха / 10 км, Восток, № 11	↓	↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
11	Бессониха / 15 км, Восток, № 12	↓	↓	↓		↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
12	Алтаево, №1 / 1 км, Ю-З., № 2	↓	↓	↓		↑	↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓
13	Алтаево, №1 / 5 км, Ю-З., № 3		↓			↑	↓			↓	↓	↑		
14	Алтаево, №1 / 1 км, С., № 4	↓	↓	↓		↑	↓	↓	↓	↓	↓	↑		↓
15	Алтаево, №1 / 5 км, С., № 5		↓			↑	↓	↓		↓	↓	↑		
16	Алтаево, №1 / 10 км, С., № 7	↓	↓			↑	↓	↓		↓	↓	↑	↓	
17	Алтаево, №1 / 15 км, С-В., № 8		↓				↓	↓	↓	↓	↓		↓	↓
18	Алтаево, №1 / 1 км, В., № 9		↓			↑	↓	↓		↓	↓	↑		
19	Алтаево, №1 / 5 км, В., № 10	↓	↓			↑	↓	↓		↓	↓	↑		
20	Алтаево, №1 / 10 км, В., № 11	↓	↓			↑	↓	↓		↓	↓		↓	
21	Алтаево, №1 / 15 км, В., № 12	↓	↓	↑		↑				↓	↓	↑		

Таблица 5*

Сравнение коэффициентов вариации метрических признаков в популяциях
бронзовки рябой (*O. funesta* Poda.), локализованных в окрестностях
г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

№ пп	Расстояние, направление, опытный участок	Метрические признаки												
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	О
1	1 км, Ю-З, № 2 / 1 км, С., № 4	↑	↓				↓		↓		↑	↑	↑	↑
2	1 км, Ю-З, № 2 / 1 В., № 9								↑	↓	↑		↑	
3	1 км, Ю-З, № 2 / 5 км, Ю-З., № 3	↑	↑				↑		↑		↑	↑	↑	↑
4	1 км, Ю-З, № 2 / 5 км, С., № 5						↓					↑	↑	
5	1 км, Ю-З, № 2 / 5 км, В., № 10			↑							↑		↑	
6	1 км, Ю-З, № 2 / 10 км, С., № 7	↓						↓			↑	↑	↑	
7	1 км, Ю-З, № 2 / 10 км, В., № 11		↑	↑			↑		↑		↑		↑	
8	1 км, Ю-З, № 2 / 15 км, С-В., № 8			↑							↑			
9	1 км, Ю-З, № 2 / 15 км, В., № 12		↑	↑			↑	↑		↑	↑		↑	↑
10	1 км, С., № 4 / 5 км, Ю-З., № 3		↑	↑	↑		↑	↑	↑	↑	↑	↑		↑
11	1 км, С., № 4 / 5 км, С., № 5			↑										
12	1 км, С., № 4 / 5 км, В., № 10		↑	↑			↑	↑		↑	↑			↑
13	1 км, С., № 4 / 10 км, С., № 7	↓	↑	↑			↑	↑	↑				↑	↑
14	1 км, С., № 4 / 10 км, В., № 11	↓	↑	↑			↑	↑	↑	↑	↑			↑
15	1 км, С., № 4 / 15 км, С-В., № 8		↑	↑			↑	↑		↑	↑			
16	1 км, С., № 4 / 15 км, В., № 12		↑	↑			↑	↑		↑	↑			↑
17	1 км, В., № 9 / 5 км, Ю-З., № 3		↑				↑			↑			↓	
18	1 км, В., № 9 / 5 км, С., № 5						↓							
19	1 км, В., № 9 / 5 км, В., № 10									↑				
20	1 км, В., № 9 / 10 км, С., № 7	↓												
21	1 км, В., № 9 / 10 км, В., № 11	↓	↑	↑			↑	↑		↑	↑		↓	
22	1 км, В., № 9 / 15 км, С-В., № 8								↓	↑			↓	
23	1 км, В., № 9 / 15 км, В., № 12		↑	↑			↑	↑		↑	↑		↓	

* Примечание:

Обозначения те же, что и в таблице 1

Таблица 6*

Сравнение коэффициентов вариации метрических признаков в популяциях
бронзовки рябой (*O. funesta* Poda.), локализованных в окрестностях
г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

№ пп	Расстояние, направление, опытный участок	Метрические признаки												
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	О
1	5 км, Ю-З, № 3 / 5 км, С., № 5		↓		↓		↓	↓					↑	
2	5 км, Ю-З, № 3 / 5 км, В., № 10						↓							
3	5 км, Ю-З, № 3 / 10 км, С., № 7	↓						↓					↑	
4	5 км, Ю-З, № 3 / 10 км, В., № 11	↓		↑	↓						↑	↓		
5	5 км, Ю-З, № 3 / 15 км, С-В., № 8				↓	↓			↓			↓		
6	5 км, Ю-З, № 3 / 15 км, В., № 12			↑	↓			↑		↑	↑	↓		
7	5 км, С., № 5 / 5 км, В., № 10						↑							
8	5 км, С., № 5 / 10 км, С., № 7	↓					↑							
9	5 км, С., № 5 / 10 км, В., № 11	↓	↑	↑			↑	↑		↑	↑	↓	↓	
10	5 км, С., № 5 / 15 км, С-В., № 8						↑					↓	↓	
11	5 км, С., № 5 / 15 км, В., № 12		↑	↑			↑	↑		↑	↑		↓	
12	5 км, В., № 10 / 10 км, С., № 7	↓											↑	
13	5 км, В., № 10 / 10 км, В., № 11	↓	↑				↑			↑	↑		↓	
14	5 км, В., № 10 / 15 км, С-В., № 8					↓							↓	
15	5 км, В., № 10 / 15 км, В., № 12		↑	↑			↑	↑		↑	↑			
16	10 км, С., № 7 / 10 км, В., № 11	↑		↑				↑		↑	↑	↓	↓	
17	10 км, С., № 7 / 15 км, С-В., № 8	↑				↓			↓			↓	↓	
18	10 км, С., № 7 / 15 км, В., № 12	↑	↑	↑			↑	↑		↑	↑		↓	
19	10 км, В., № 11 / 15 км, С-В., № 8	↑		↓		↓		↓	↓	↓				
20	10 км, В., № 11 / 15 км, В., № 12	↑						↑		↑	↑			
21	15 км, С-В., № 8 / 15 км, В., № 12			↑		↑	↑	↑		↑	↑			↑

* Примечание:

Обозначения те же, что и в таблице 1

Таблица 7*

Сравнение стандартных отклонений метрических признаков бронзовки рябой (*O. funesta* Poda.) в контрольной популяции с жуками из популяций, локализованных в окрестностях г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

№ пп	Расстояние, направление, опытный участок	Метрические признаки												
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	О
1	Бессониха (Контроль) / Алтаево (Башкортостан), № 1		↓	↓		↓			↓				↓	
2	Бессониха / 1 км, Ю-З, № 2			↓	↑					↓	↓		↓	↓
3	Бессониха / 5 км, Ю-З, № 3	↑			↑					↓	↓	↑		
4	Бессониха / 1 км, Север, № 4	↑	↓	↓	↑		↓	↑		↓	↓			↓
5	Бессониха / 5 км, Север, № 5	↑	↓	↓			↓	↓		↓	↓			
6	Бессониха / 10 км, Север, № 7	↓		↓	↑			↓		↓	↓	↑	↑	
7	Бессониха / 15 км, С-В, № 8	↓			↑	↓				↓	↓		↓	
8	Бессониха / 1 км, Восток, № 9	↑	↓	↓	↑					↓	↓			
9	Бессониха / 5 км, Восток, № 10	↑			↑					↓	↓			
10	Бессониха / 10 км, Восток, № 11	↓	↓			↓				↓	↓		↓	
11	Бессониха / 15 км, Восток, № 12					↓			↓	↓	↓	↑	↓	
12	Алтаево, №1 / 1 км, Ю-З., № 2				↑	↑				↓	↓			
13	Алтаево, №1 / 5 км, Ю-З., № 3	↑	↑	↑	↑	↑			↑	↓	↓	↑	↑	
14	Алтаево, №1 / 1 км, С., № 4		↓	↓	↑	↑	↓	↓		↓	↓		↑	↓
15	Алтаево, №1 / 5 км, С., № 5					↑	↓	↓		↓	↓		↑	
16	Алтаево, №1 / 10 км, С., № 7	↓			↑	↑			↑	↓	↓		↑	
17	Алтаево, №1 / 15 км, С-В., № 8			↑	↑	↑				↓	↓			
18	Алтаево, №1 / 1 км, В., № 9	↑		↑	↑	↑			↑	↓	↓		↑	
19	Алтаево, №1 / 5 км, В., № 10			↑	↑	↑			↑	↓	↑		↑	
20	Алтаево, №1 / 10 км, В., № 11	↓		↑		↑			↑	↓	↓			
21	Алтаево, №1 / 15 км, В., № 12			↑		↑				↓	↓			

Таблица 8*

Сравнение стандартных отклонений метрических признаков в популяциях
бронзовки рябой (*O. funesta* Poda.), локализованных в окрестностях
г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

№ пп	Расстояние, направление, опытный участок	Метрические признаки												
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	О
1	1 км, Ю-З, № 2 / 1 км, С., № 4		↓	↓				↓	↑		↓		↑	
2	1 км, Ю-З, № 2 / 1 В., № 9								↑	↓	↑		↑	
3	1 км, Ю-З, № 2 / 5 км, Ю-З., № 3	↑	↑				↑		↑		↑	↑	↑	↑
4	1 км, Ю-З, № 2 / 5 км, С., № 5						↓					↑	↑	
5	1 км, Ю-З, № 2 / 5 км, В., № 10			↑							↑		↑	
6	1 км, Ю-З, № 2 / 10 км, С., № 7	↓							↑		↑	↑	↑	
7	1 км, Ю-З, № 2 / 10 км, В., № 11	↓		↑		↓					↑			
8	1 км, Ю-З, № 2 / 15 км, С-В., № 8			↑							↑			
9	1 км, Ю-З, № 2 / 15 км, В., № 12			↑	↓	↓					↑	↑	↑	
10	1 км, С., № 4 / 5 км, Ю-З., № 3		↑	↑	↑		↑	↑	↑	↑	↑			↑
11	1 км, С., № 4 / 5 км, С., № 5			↑										
12	1 км, С., № 4 / 5 км, В., № 10						↑							
13	1 км, С., № 4 / 10 км, С., № 7	↓	↑	↑			↑	↑	↑				↑	↑
14	1 км, С., № 4 / 10 км, В., № 11	↓	↑	↑			↑	↑		↑	↑		↓	↑
15	1 км, С., № 4 / 15 км, С-В., № 8		↑	↑			↑	↑		↑	↓		↓	↑
16	1 км, С., № 4 / 15 км, В., № 12	↓	↑	↑	↓	↓	↑	↑		↑	↑		↓	↑
17	1 км, В., № 9 / 5 км, Ю-З., № 3		↑				↑			↑		↑	↓	
18	1 км, В., № 9 / 5 км, С., № 5						↓							
19	1 км, В., № 9 / 5 км, В., № 10									↑				
20	1 км, В., № 9 / 10 км, С., № 7	↓												
21	1 км, В., № 9 / 10 км, В., № 11	↓			↓				↓	↑			↓	
22	1 км, В., № 9 / 15 км, С-В., № 8		↑						↓	↑			↓	
23	1 км, В., № 9 / 15 км, В., № 12	↓			↓			↑	↓	↓	↑			

* Примечание:

Обозначения те же, что и в таблице 1

Таблица 9*

Сравнение стандартных отклонений метрических признаков в популяциях
бронзовки рябой (*O. funesta* Poda.), локализованных в окрестностях
г. Набережные Челны (1999-2000 гг.)

№ пп	Расстояние, направление, опытный участок	Метрические признаки												
		А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	З	И	К	Л	М	О
1	5 км, Ю-З, № 3 / 5 км, С., № 5				↓		↓	↓					↑	
2	5 км, Ю-З, № 3 / 5 км, В., № 10		↓				↓							
3	5 км, Ю-З, № 3 / 10 км, С., № 7	↓						↓		↓			↑	
4	5 км, Ю-З, № 3 / 10 км, В., № 11	↓	↓		↓	↓	↓		↓			↓	↓	↓
5	5 км, Ю-З, № 3 / 15 км, С-В., № 8				↓	↓			↓			↓		
6	5 км, Ю-З, № 3 / 15 км, В., № 12	↓	↓		↓	↓			↓		↑			
7	5 км, С., № 5 / 5 км, В., № 10						↑							
8	5 км, С., № 5 / 10 км, С., № 7	↓					↑							
9	5 км, С., № 5 / 10 км, В., № 11	↓					↑						↓	
10	5 км, С., № 5 / 15 км, С-В., № 8						↑						↓	
11	5 км, С., № 5 / 15 км, В., № 12	↓					↑	↑		↑	↑		↓	
12	5 км, В., № 10 / 10 км, С., № 7	↓											↑	
13	5 км, В., № 10 / 10 км, В., № 11	↓			↓								↓	
14	5 км, В., № 10 / 15 км, С-В., № 8					↓							↓	
15	5 км, В., № 10 / 15 км, В., № 12	↓			↓	↓			↓	↑	↑		↓	
16	10 км, С., № 7 / 10 км, В., № 11			↑	↓	↓			↓			↓	↓	
17	10 км, С., № 7 / 15 км, С-В., № 8	↑				↓			↓			↓	↓	
18	10 км, С., № 7 / 15 км, В., № 12	↑		↑	↓	↓		↑	↓	↑	↑		↓	
19	10 км, В., № 11 / 15 км, С-В., № 8	↑			↑									
20	10 км, В., № 11 / 15 км, В., № 12	↑						↑		↑	↑	↑	↑	
21	15 км, С-В., № 8 / 15 км, В., № 12	↓			↓					↑				

* Примечание:

Обозначения те же, что и в таблице 1